Über die Entwicklung und den Bau der indifferenten und männlichen Larven von Bonellia viridis Rol.

(Aus dem Zoologischen Institut Bern und der Zoologischen Station zu Neapel)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
vorgelegt der
philosophischen Fakultät II der Universität Bern

von

MAX LOOSLI
aus Sumiswald

Von der philosophischen Fakultät II auf Antrag
von Herrn Prof. BALTZER angenommen

Bern, den 9. November 1933. Der Dekan: Prof. Dr. E. HUGI.

ESTRATTO DALLE "PUBBLLICAZIONI DELLA STAZIONE ZOOLOGICA DI NAPOLI„ — VOL. XV — FASC. 1. 1934-XIII

1934

Über die Entwicklung und den Bau der indifferenten und männlichen Larven von Bonellia viridis Rol.

(Aus dem Zoologischen Institut Bern und der Zoologischen Station zu Neapel)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

philosophischen Fakultät II der Universität Bern

von

MAX LOOSLI

aus Sumiswald

Von der philosophischen Fakultät II auf Antrag
von Herrn Prof. BALTZER angenommen

Bern, den 9. November 1933. Der Dekan: Prof. Dr. E. HUGI.

ESTRATTO DALLE "PUBBLLICAZIONI DELLA STAZIONE ZOOLOGICA DI NAPOLI„ — VOL. XV — FASC. 1. 1934-XIII

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Über die Entwicklung und den Bau der indifferenten und männlichen Larven von Bonellia viridis Rol.

MAX LOOSLI

(Aus dem Zoologischen Institut Bern und der Zoologischen Station zu Neapel) [1])

(ricevuto il 25 luglio 1934 - XII)

(con 30 figg. nel testo)

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung . . . . . S. 16
II. Material und Untersuchungsmethoden . . . . . » 17
III. Übersicht über die Entwicklung bis zur geschlechtlich indifferenten Larve » 19
IV. Die Entwicklung der indifferenten Larven zu Männchen . . . . . » 24
A. Körperform, Verkürzung des Vorderendes, Verkleinerung des Schlundrings » 25
B. Das Pigment . . . . . » 27
C. Die Wimperkränze . . . . . » 36
D. Die Haftdrüsen und das Haftvermögen der Larven am Rüssel . . » 36
E. Die Spermatogenese . . . . . » 46
F. Urmundbläschen und Samenschlauch . . . . . » 50
V. Zusammenfassung . . . . . » 55
VI Literaturverzeichnis . . . . . » 58

I. — Einleitung

Der Geschlechtsdimorphismus und die Geschlechtsbestimmung der *Bonellia* haben grosses Interesse gefunden, seit der stark epigenetische Charakter der Bestimmung zum männlichen Geschlecht durch Baltzer (1914) festgestellt worden ist. Für die weitere Analyse des Geschlechtsproblems bei diesem Tier erwies es sich als notwendig, den Bau und die Umwandlung der geschlechtlich indifferenten Larve zum Männchen genauer als bisher zu kennen. Eine erste derartige Arbeit veröffentlichte 1930 Michel « Über die Larve und die Entwicklung des Männchens der *Bonellia fuliginosa* Rol. ». Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich auf Anregung von Prof. F. Baltzer mit der häufigeren *B. viridis* Rol.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. F. Baltzer, möchte ich meinen besten Dank aussprechen für seine mannigfache Unterstützung. Er hat das von mir selbst in Neapel gesammelte Material durch eine grosse Zahl von Larven und fertigen Schnittserien ergänzt. Sehr zu Dank verpflichtet bin

1) Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.

ich der Stiftung Dr. J. de Giacomi, deren Unterstützung die Herstellung der mir von Prof. Baltzer zur Verfügung gestellten Schnittserien ermöglichte, ferner dem eidg. Departement des Innern für die Zuweisung eines Arbeitsplatzes in der Zoolog. Station zu Neapel im Jahre 1928, ebenso dem Direktor der Station, Herrn Prof. Dohrn, für seine freundliche Aufnahme und für die Bereitwilligkeit, mit der er das Zoologische Institut in Bern in den Jahren 1930 und 1932 mit lebenden Bonellien, die mir Larven lieferten, versorgt hat. Weiter danke ich für verschiedene Anregungen und Mithilfe den Herren Prof. Herbst, Prof. Baumann, Dr. Lehmann, Dr. W. Nowinski und Fräulein K. Zurbuchen.

II. — Material und Untersuchungsmethoden

Ein Teil des Materials, das zur Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Männchen verwendet wurde, stammt von Zuchten, die ich im Herbst 1928 in Neapel gewinnen konnte, sowie (Material Q) von einer 1930 in einem kleinen durchlüfteten Aquarium in Bern erfolgten Eiablage, ferner von Material, das durch Prof. Baltzer 1930 in Neapel und 1932 in Bern gesammelt worden war.

Bekanntlich parasitiert die Larve der *Bonellia viridis* am Rüssel eines Weibchens der gleichen Art und wird durch diesen Parasitismus zu männlicher Entwicklung bestimmt. Bei allen von mir untersuchten Tieren war die am Rüssel verbrachte Zeit genau festgestellt worden. Es wurden indifferente Larven in kleinen Glasnäpfen zu Rüsselstücken erwachsener Weibchen gesetzt. Die Tiere erhielten jeweils ½ bis 1 Stunde Zeit, sich an den Rüsselstücken festzusetzen ; nachher wurden diese mitsamt den festhaftenden Tieren in andern Glasschalen isoliert und etwas umgewirbelt, um schwach anhaftende Tiere loszulösen und auszuschalten. Hierauf wurden die Tiere eine bestimmte Zeit (als Rüsselzeit bezeichnet) an den Rüsselstücken weiter gezüchtet. Sie haften etwa 4-5 Tage lang an der Rüsselunterlage fest, dann lösen sie sich von selbst los. Um Material aus den ersten vier Tagen des Festsitzens zu gewinnen, wurden die einzelnen Tiere mit dem Wasserstrahl einer kräftigen Pipette oder mit einer feinen Haarschlinge abgelöst und fixiert. Die älteren Rüssellarven, die frei am Rüssel kriechen, konnten ohne weiteres zur Fixierung kommen. Nach dem Gesagten ist also die Rüsselzeit, d. h. die Zeit, während welcher die Larven am Rüssel parasitieren, bis auf eine halbe oder eine ganze Stunde bekannt.

Da bei der Berechnung der Rüsselzeit von der Mitte dieser halben oder ganzen Ansetzungsstunde ausgegangen wurde, kann der Fehler bei der Angabe der Rüsselzeit höchstens ¼ bis ½ Stunde betragen.

Auf die beschriebene Weise erhielt ich selbst im Jahr 1928 97 Larven mit einer Rüsselzeit zwischen 4 und 120, sowie 3 Tiere mit einer Rüssel-

zeit von 197 Stunden. Dazu kommt das von Prof. Baltzer 1930 in Neapel und 1932 in Bern (in Neapeler Seewasser) gezüchtete Material von insgesamt 100 Larven.

Leider ist das von der Eiablage an gerechnete Alter der verwendeten Larven (« absolutes Alter ») selten genau bekannt, da das Eimaterial fast immer erst im Lauf der Entwicklung und nicht schon bei der Eiablage gefunden wurde. Beobachtungen von Glaus (1933, S. 75) weisen darauf hin, dass dieser Faktor eine Rolle spielen kann.

Nach einiger Zeit stellte es sich als notwendig heraus, neben verschieden alten männlichen Larven auch verschieden alt gewordene indifferente Larven zu untersuchen. Das beste Material, 31 von Prof. Baltzer gezüchtete Tiere, entwickelte sich aus *Bonellieneiern*, die künstlich mit Sperma befruchtet worden waren. Hier ist also das absolute Alter genau bekannt (Serien XXXII und Lo 2, 1930). In andern Fällen wurden die Tiere erst als schwärmende Larven gefunden. Dann lässt sich das Alter nur ungefähr errechnen. Im Ganzen wurden 114 indifferente Larven untersucht.

Für die Beurteilung der Altersangaben der verschiedenen Entwicklungsstadien spielt die Zuchttemperatur eine wesentliche Rolle, denn je höher die Zuchttemperatur ist, desto schneller entwickeln sich naturgemäss die Larven. Das Untersuchungsmaterial ist in Bezug auf die Temperatur ziemlich ungleichartig, da dieser Faktor erst in den letzten Jahren genauer kontrolliert wurde. Für die Zuchten 1930 und 1932 schwankt die Zuchttemperatur zwischen 18 und 20 Grad ; wahrscheinlich sind manche frühere Neapeler Zuchten bei höherer Temperatur aufgezogen worden.

Als Fixierungsmittel dienten für die von mir bearbeiteten Larven in der Regel Zenkersche Flüssigkeit oder Pikrinessigsäure nach Boveri; sollte das grüne Pigment erhalten bleiben, so wurde nach der Methode von Fyg und Baltzer vorgegangen (vergl. S. 27). Heisse Fixierungsflüssigkeiten wurden nach Angaben Baltzers (1933) dann angewendet, wenn die männlichen Larven den Zusammenhang mit der Rüsselunterlage bewahren sollten (S. 40).

Die Larven wurden für Totalpräparate mit Boraxkarmin und Gallocyanin nach Becher (vergl. Romeis 1932), Schnittserien wurden mit Boraxkarmin oder Hämalaun gefärbt. Als guter Plasmafarbstoff bei den mit Boraxkarmin gefärbten Schnitten erwies sich das Lichtgrün. Zu Drüsenfärbungen wurden Gallocyanin (nur für Totalpräparate) und Gentianaviolett (für Schnitte) verwendet. Die Schnitte wurden bei dieser Technik nach vorausgegangener Stückfärbung in Boraxkarmin 10 Minuten in einer 1 % wässerigen Lösung von Gentianaviolett gefärbt, in 96 % igem Alkohol differenziert und hierauf durch die Alkoholreihe in Xylol und Balsam übergeführt.

III. — Übersicht über die Entwicklung bis zur geschlechtlich indifferenten Larve

Spengel hat 1879 die geschlechtlich indifferente Larve der *B. viridis* folgendermassen beschrieben (S. 384 und 385) : « Dieselbe erscheint also als ein chlorophyllgrünes, an der ganzen Oberfläche wimperndes, etwas abgeplattetes, wurmförmiges Thierchen, welches durch zwei Wimperbänder in drei Abschnitte geteilt ist, von denen der vordere zwei grosse Pigmentflecke (Augen) trägt ». Die Epidermis enthält ausser dem Pigment zahlreiche Vakuolen, « welche Anfangs auf den peripherischen Teil der Zellen beschränkt sind, nach und nach aber dieselben ganz erfüllen und den Kern an die Wand drängen. Ich betrachte diese Zellen als Schleimzellen und den Inhalt der Vakuolen als deren Sekret »... « Der Darm ist ein allseitig geschlossener, Öltropfen enthaltender Sack »... « Zwischen Ektoderm und Endoderm liegt das Mesoderm, welches in dem die Augen tragenden Kopfabschnitte eine compacte Masse blasiger Zellen darstellt ». Im übrigen Körper bildet es ein schwammiges, nicht weiter gegliedertes Parenchym. Eine Abbildung nach Spengel sowie ein Schnittbild durch ein ähnliches Stadium findet sich bei Baltzer (1931), Fig. 117, 1 und 2.

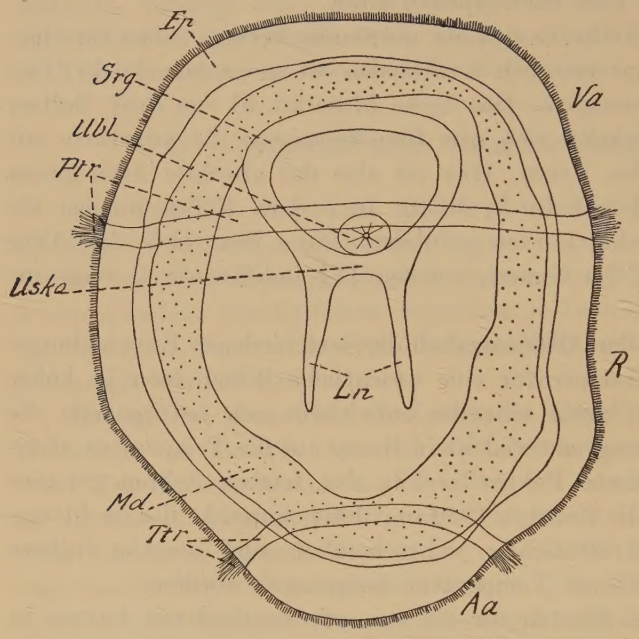

Fig. 1. — (Protokollnummer Lo2 Nr. 2). Ventralansicht einer 4 Tage alten indifferenten Larve. Rekonstruktion aus Querschnitten. Natürl. Länge = 0,4 mm. (Vergr. = 200 ×).

Aa, Analabschnitt; *Ep*, Epidermis; *Ln*, ventrale Längsnerven; *Md*, Mitteldarm; *Ptr*, Prototroch; *R*, Rumpf; *Srg*, Schlundring; *Ttr*, Telotroch; *Ubl*, Urmundbläschen; *Usko*, Unterschlundkommissur; *Va*, Vorderabschnitt.

Zur Untersuchung der indifferenten Stadien benutzte ich ausser 83 Larven unbekannten Alters vor allem die Baltzersche Serie XXXII von 31 Larven mit genau bekannter Entwicklungszeit. Diese Tiere waren bei 18-20° C gezüchtet worden, hatten sich zu normalen Larven entwickelt

und wurden wie folgt fixiert : nach 4 Tagen 2 Individuen, nach 7 Tagen 4, nach 8 Tagen 6, nach 11 Tagen 5, nach 16 Tagen 5 und nach 22 Tagen 9 Tiere. Sie sind im Folgenden beschrieben.

Alter 4 Tage. Da das gefärbte Totalpräparat wenig durchsichtig war, musste ein Übersichtsbild nach Schnitten rekonstruiert werden. Das Ergebnis sehen wir in *Fig. 1.* Das Tier hat eine Länge von 0,4 mm (aus der Schnittserie berechnet). Seine Gestalt ist ungefähr ellipsoidisch, kann sich aber beim Berühren einer Unterlage ventral etwas abplatten. Die Abbildung zeigt weiter den vordern und den hintern Wimperkranz (Prototroch und Telotroch), durch die der Vorderabschnitt, der Rumpf und der Analabschnitt voneinander abgegrenzt werden. Beide Wimperkränze tragen lange Wimpern, während der übrige Körper von kurzen Zilien bedeckt wird. Das Pigment der Epidermis konnte nicht eingezeichnet werden, weil es bei allen diesen Tieren durch den Äthylalkohol ausgezogen worden war. Aus demselben Grunde sind auch die Augenflecken nicht mehr zu sehen. Sie entwickeln sich nach Beobachtungen am Leben am 4.-5. Tag. Die Epidermis ist fast überall stark blasig (nicht gezeichnet).

Von der innern Organisation ist besonders das Nervensystem zu erwähnen. Es besteht, ähnlich wie bei der Fuliginosa-Larve (Michel 1933, S. 7) aus dem Schlundring im Vorderabschnitt und zwei daran anschliessenden Längsnerven im Rumpfbereich. Diese Längsstränge haben ungefähr gleiche Länge wie der Schlundring. Sie weisen am Schlundring selbst dicht hinter der Vorderdarmanlage eine kurze Verbindung auf; sonst verlaufen sie getrennt. Links und rechts sind sie von Ganglienzellschichten begleitet (nicht eingezeichnet), die wir auch am Bauchmark wieder antreffen werden, das aus der Vereinigung der Längsstränge entsteht.

Im Mesoderm liegt dicht hinter dem Prototroch, zwischen Ektoderm und Mitteldarm das Urmundbläschen. Es besteht aus ziemlich radiär angeordneten Zellen, die ein kleines Lumen umschliessen. Das Mesoderm des Rumpfes - in der Figur nicht gezeichnet - bildet ein ziemlich dichtes Parenchym und füllt den schmalen Raum zwischen Darm und Epidermis aus. Auch der Vorderabschnitt ist von einem ziemlich dichten Parenchym ausgefüllt. Bei den indifferenten Larven wird, wie schon Spengel (1879) beschrieb, nur ein blind geschlossener Mitteldarm ausgebildet. Bei den vorliegenden jungen Larven ist er auffallend breit und dickwandig und reicht zudem weit in den Vorderabschnitt vor. Borsten, wie sie die indifferente *Fuliginosa*-Larve (und das Viridis-Weibchen) charakterisieren, fehlen.

Alter 8 Tage ; Fig. 2. Die Figur wurde nach einem Totalpräparat gezeichnet. An Körperform und Körpergrösse hat sich gegenüber Fig. 1 kaum etwas geändert. Auch die Epidermis ist ähnlich gebaut wie in den ersten Stadien. Sie besitzt die schon von Spengel erwähnten Sekretvakuolen. Das Mesoderm des Vorderabschnittes hat sich stark aufgelockert

und ist vakuolisiert. Der Vorderabschnitt trägt in diesem Stadium die von Spengel beobachteten Augenflecke, die jedoch infolge der Alkoholbehandlung hier nicht mehr zu sehen sind. Die Längsnerven des Rumpfes haben sich in dessen vorderer Hälfte zum Bauchmark vereinigt. Sie sind wie der Rumpf selbst und wie auch in der viertägigen Larve recht kurz, ungefähr von derselben Länge wie der Schlundring. Hinten sind sie noch getrennt. Sie enden vor dem Telotroch. Dies wurde an einer Schnittserie durch ein anderes Tier vom gleichen Alter festgestellt und in die beigegebene Abbildung 2 hineingezeichnet. Mitteldarm und Urmundbläschen sind in der Form gleich geblieben wie beim viertägigen Stadium; jedoch hat die Dicke der Mitteldarmwandung abgenommen.

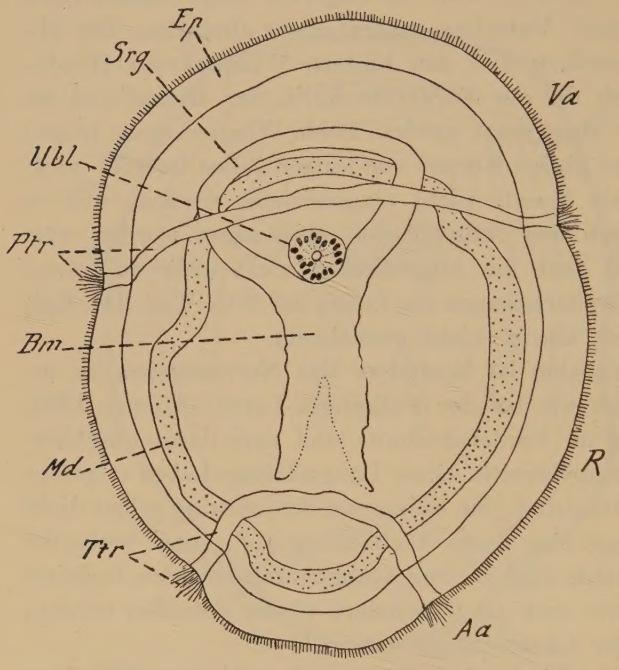

Fig. 2. — (Protokollnr. XXXII a 1 Nr. 7). Indifferente 8 Tage alte Larve. Ventralansicht. Nach Totalpräparat, Bauchmarkspaltung jedoch nach Teilrekonstruktion eines ähnlichen und gleichaltrigen Tieres (XXXII a 1 Nr. 6). Vergr. = 194 ×.
Bm, Bauchmark. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Alter 11 Tage; Fig. 3. (nach einem Totalpräparat gezeichnet). Der Körper ist nicht mehr tonnenförmig, sondern längsgestreckt, und zwar haben Rumpf und Vorderabschnitt eine Verlängerung erfahren. Ausserdem ist die ganze Ventralseite flacher geworden. Von der Bewimperung sind nur die Wimperkränze eingezeichnet. Die übrige Bewimperung zeigt eine gewisse Differenzierung. Der Rumpf trägt kurze, der Ventralteil des Vorderabschnitts jedoch längere Zilien. Die Augenflecken, deren Pigment durch den Alkohol stark ausgezogen wurde, sind noch eben sichtbar. Sie liegen ungefähr in halber Höhe des Vorderabschnitts. Das grüne Epidermispigment ist im Präparat nicht erhalten. Es wird für einen ähnlichen Larventypus, wo es durch eine andere Konservierungsmethode erhalten geblieben ist, auf S. 32 beschrieben. Der grösste Teil der Epidermis hat, wie in der 8-tägigen Larve, eine charakteristische vakuolisierte Struktur. Nur im Bereich der Wimperkränze, ferner in einem frontalen, zwischen den Au-

genflecken liegenden Querstreifen des Vorderabschnitts hat die Epidermis eine dichtere Struktur. An diesen Stellen fehlt auch das grüne Pigment. Die Epidermisvakuolen werden in älteren indifferenten Larven nach und nach verschwinden, worauf auch bei der Besprechung der männlichen Larve noch zurückzukommen sein wird (S. 26).

Das Parenchym im Innern des Vorderabschnittes ist stark vakuolisiert. Die beiden Rumpfnerven sind gänzlich zum Bauchmark verschmolzen; es bestätigt sich somit die von MICHEL (1930; S. 25/27) gemachte Beobachtung, wonach die beiden ventralen Rumpfnerven zunächst selbständig sind, um sich erst später zum Bauchmark zusammenzuschliessen. Ausserdem haben sie sich, wie der Rumpf selbst, in die Länge gestreckt. Das Längenverhältnis zwischen Schlundring und Bauchmark hat sich damit stark zu Gunsten des letzteren verschoben. Auf Querschnitten (Fig. 20) bildet das Bauchmark einen charakteristischen flachen Zellkomplex von symmetrischem Bau. Die Ganglienzellen sind vor allem an den Seiten angehäuft; die Fasern bilden den innern Bereich mit zwei symmetrischen Anschwellungen. An ihnen lässt sich die Entstehung des Bauchmarks aus getrennten Nerven noch deutlich erkennen.

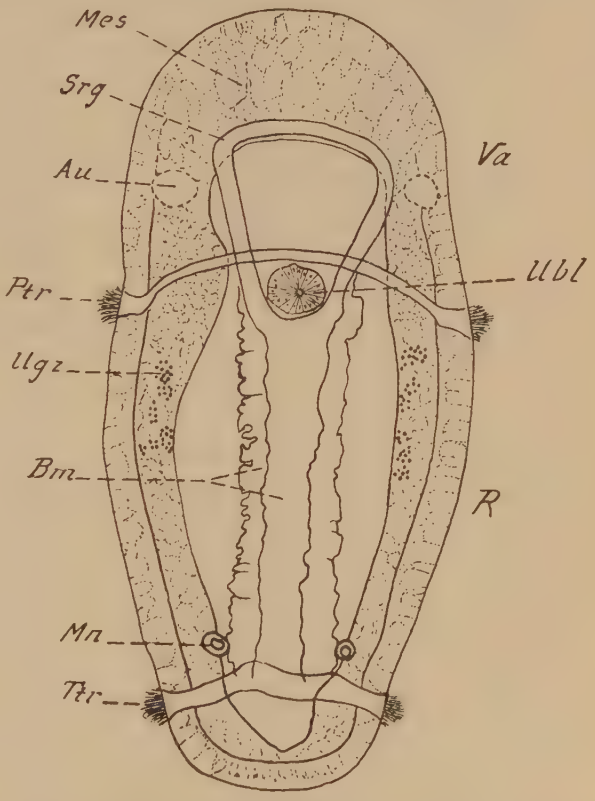

Fig. 3. — (XXXII a 2 Nr. 1). Indifferente, 11 Tage alte Larve. Ventralansicht. Die Augenflecken wurden durch den Alkohol bis auf wenige Reste ausgezogen, so dass nur noch ihre frühere Lage angegeben werden konnte. Epidermis bis zum Telotroch vakuolisiert; man beachte auch die maschige Ausbildung des Vorderabschnitts. Natürl. Länge = 0,7 mm. Vergr. = 146 ×.
Au, Stelle des Augenflecks; *Mn*, Metanephridien; *Ugz*, Urgeschlechtszellen. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Der Mitteldarm und das Urmundbläschen haben sich gegenüber dem jüngeren Stadium nicht verändert.

Vor dem hintern Wimperkranz finden wir in Form kleiner Bläschen die Metanephridien. Dass sie in den jüngern Stadien nicht gesehen wurden, mag entweder an einem wirklichen Fehlen liegen oder daran, dass sie beim Fixieren und der technischen Weiterverarbeitung nicht erhalten geblieben sind. Es kann gleich hier beigefügt werden, dass ich die im Rumpf liegenden Protonephridien, zarte Gebilde im Mesoderm des vordern Rumpfbereichs, überhaupt nur im Leben gesehen habe.

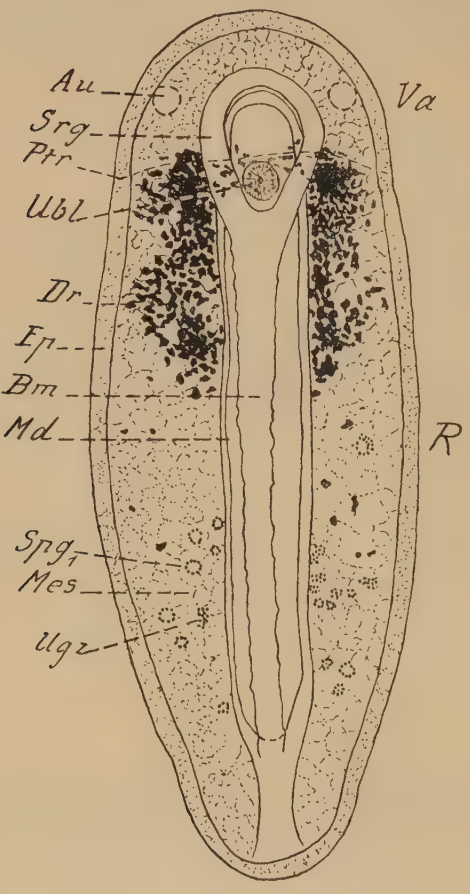

Fig. 4. — (XXXII a Nr. 10). Ventralansicht einer 22 Tage alten indifferenten Larve. Natürl. Länge = 0,7 mm. Vergr. = 163 ×.

Au, Stelle des Augenflecks (durch den Alkohol bis auf geringe Reste ausgezogen); *Bm*, Bauchmark; *Dr*, Drüsen (nach Gallocyaninfärbung; Mündunggänge der Drüsen weggelassen); *Ep*, Epidermis; *Md*, Mitteldarmwand; *Mes*, Mesoderm; *Ptr*, Prototroch; *R*, Rumpf; *Spg*$_1$, Spermatogenesekugel; *Srg*, Schlundring; *Ubl*, Urmundbläschen; *Ugz*, Urgeschlechtszellen *Va*, Vorderabschnitt.

In 6 von 8 untersuchten genau oder ungefähr 11-tägigen Larven lassen sich schon die ersten Geschlechtszellenstadien nachweisen: 3-9 Klumpen von Urgeschlechtszellen, deren Typus auf S. 48 genauer beschrieben wird.

Über die Haftdrüsen wird auf S. 39 berichtet.

Alter 22 Tage; Fig. 4. Nach Totalpräparat. Die Larve weist neben ihrem indifferenten Charakter in mehreren Einzelheiten auch Eigenschaften auf, die sonst bei männlichen Larven angetroffen werden. Der Rumpf ist längsgestreckt, vor allem aber ist das Vorderende beträchtlich verkürzt; seine früher im Mesoderm und in der Epidermis enthaltenen Vakuolen sind zum Teil verschwunden. Das Pigment ist in dem mit Alkohol behandelten Präparat nicht mehr vorhanden. Die Wimperkränze (in der Figur nicht eingetragen) befinden sich in Rückbildung. Der Verkürzung des Vorderendes geht eine Verengerung des Schlundringes parallel. Der Mitteldarm ist schmaler geworden und reicht jetzt weniger weit in den Vorderabschnitt hinein. Er füllt aber auch hier den inzwischen enger gewordenen Schlundring aus.

Nach hinten geht er oft in einen (wohl vom Mesoderm gebildeten) bindegewebeartigen Strang über und ist durch ihn mit der analen Epidermis verbunden. Das Urmundbläschen ist etwas verkleinert, sonst aber unverändert geblieben. In andern Larven dieses Alters ist es zu einem undeutlichen Zellhaufen reduziert. Die dunkeln Körper in der Figur links und rechts vom Darm im vordern Bereich des Rumpfes sind Haftdrüsen, die auch schon bei den in Fig. 2 und 3 abgebildeten jüngern Tieren auftraten, dort aber nicht abgebildet wurden. Ihre genauere Beschreibung erfolgt auf S. 37.

Die Geschlechtszellenbildung ist weiter vorgeschritten als bei den 11-tägigen Larven : sie hat bei allen 9 Tieren dieser Gruppe begonnen. Überdies treffen wir neben den kleineren Urgeschlechtszellklumpen auch eigentliche Spermatogenesestadien von kugelartiger Form, in einem Falle sogar unreife Spermien an. Die Zahl der hohlkugelartigen Spermatogenesestadien betrug in 9 Tieren dieses Alters: 2, 3, 8, 11, 12, 17, 24, 27, 28. Eine ähnliche Spermatogenese enthielten auch vier 16-tägige Larven.

IV. — Die Entwicklung der indifferenten Larven zu Männchen

1868 entdeckte Kowalevsky in einem Abschnitt des Uterus der weiblichen *Bonellia* eine Anzahl kleiner, planarienähnlicher Tiere, die er als die bisher nicht bekannten Männchen der Bonellia deutete. Schon vor Kowalevsky waren solche Männchen im Oesophagus des Weibchens durch Lacaze-Duthiers (1858) beobachtet, jedoch für Parasiten gehalten worden. Die Entdeckung Kowalevsky's wurde 1879 durch Spengels grundlegende Arbeit entwicklungsgeschichtlich gesichert. Er verfolgte die Entwicklung des *Bonellieneies* zur indifferenten Larve und zum Männchen, wie sie Kowalevsky entdeckt hatte. Zugleich stellte er fest, dass diese Männchenentwicklung mit einem Parasitismus am Rüssel eines Weibchens beginnt. Weitere Untersuchungen stammen von Baltzer, der insbesondere feststellte, dass der Parasitismus die Ursache der Männchendifferenzierung ist (Baltzer 1912 und folgende Arbeiten ; Zusammenfassungen 1928, 1931).

Der Typus der indifferenten Larve von Fig. 3 kann als die Grundform angesehen werden, an die wir die Darstellung der männlichen Entwicklung der *Bonellia* anknüpfen können. Tiere dieses Alters setzen sich in grosser Zahl an die Rüssel erwachsener Weibchen, mit denen sie zusammengebracht werden. Sie parasitieren dort 100-120 Stunden (= Rüsselstunden) und beginnen kurze Zeit nach dem Ansetzen ihre Vermännlichung. Die volle Vermännlichung erreichen sie erst einige Zeit nach dem Parasitismus. Finden die Larven jedoch keinen Rüssel, so werden sie entweder zu Weibchen oder sie wandeln sich langsam zu sog. Spätmännchen oder zu Intersexen um oder sie degenerieren und gehen als mehr oder weniger indifferente Larven zu Grunde (Baltzer 1914, 1932 u. a. O.).

Spengel hat die Männchenentwicklung am Rüssel des Weibchens beschrieben, indem er die einzelnen gefundenen Stadien zeitlich einander so zuordnete, wie sie nach ihrer Morphologie zueinander passten. Die Entwicklungszeiten selbst blieben ihm unbekannt. Im Folgenden soll die Entwicklung der männlichen Form sowie einzelner Organe und Merkmale besprochen werden, wie sie sich ergibt, wenn Tiere untersucht werden, die eine ganz bestimmte und bekannte Zeitdauer am Rüsselstück eines Weibchens verbracht haben und hierauf fixiert wurden.

A. Körperform. Verkürzung des Vorderendes. Verkleinerung des Schlundringes

Körperform, Verkürzung des Vorderendes

Bei der Betrachtung der Körperform sollen uns die indifferenten Larven im Alter von 8-11 Tagen als Ausgangspunkt dienen. Diese haben rundliche bis längliche Gestalt und sind ventral etwas abgeplattet (Fig. 2-3). Setzt sich das Tier an einem Rüsselstück fest, so wird die Abplattung auf der Bauchseite verstärkt (Fig. 20, 29, 30).

Die auffälligsten Umformungen [1]) bestehen jedoch in einer bedeutenden Längsstreckung des Rumpfes und einer äusserst starken Verkürzung des Vorderendes. Beide Änderungen hängen gesetzmässig von der am Rüssel verbrachten Zeit ab. Ich habe diese Umwandlung möglichst genau zahlenmässig zu erfassen versucht. Bei den indifferenten Larven macht der Vorderabschnitt 29-34 % der Gesamtlänge aus ; bei den Tieren mit 30 Stunden Rüsselzeit beträgt sein Anteil 21-33 %; bei Tieren mit längerer Rüsselzeit wird er immer stärker verkürzt. Die Einzelzahlen schwanken beträchtlich. Ich gebe für bestimmte Altersgruppen die maximalen und minimalen Werte an : 40-stündige Larven 20-17 %, 45-stündige 12-10 %, 50-55-stündige 12-9 %, ca. 60-70-stündige 14-6 %, über 74-stündige 8-2 %. Nach 96-120 Stunden Rüsselzeit endlich, also dann, wenn das Tier seinen Rüsselparasitismus aufgibt, beträgt der Anteil des Vorderabschnitts an der Gesamtlänge noch 1-8 % (vergl. die Fig. 1, 5-7, 9, 10, 12, 13, 14-16, 24 und 28).

Gegenüber der Verkürzung des Vorderendes nimmt die Gesamtlänge des Tieres infolge einer Verlängerung des Rumpfes (einschliesslich Analabschnitt) ständig etwas zu. Haben wir bei den jungen männlichen Larven

1) Bei der Beurteilung der beigegebenen Bilder über die Körperform ist zu beachten, dass manche vom Rüssel abgelöste Tiere bei mehr oder weniger starkem Druck unter Deckglas fixiert wurden, wodurch die Untersuchung der Totalpräparate oft beträchtlich erleichtert, aber die Form verändert wurde. Ungepresst und deshalb für die Gestaltumwandlungen massgebender sind die Abbildungen 1-4, 6, 7, 9, 10, 16, 28.

eine Durchschnittslänge von 0,4-0,5 mm, so treffen wir 190 Stunden später eine solche von 0,7-1,0 mm.

Diese Grössenänderung soll die Fig. 5 für 3 einzelne Beispiele weiter illustrieren. Hier sind die Umrisse dreier Larven bei gleicher Vergrösserung ineinander gezeichnet. Der eine Umriss gehört zu einer indifferenten Larve (Rüsselzeit = 0), der zweite zu einem Tier mit 58 ½ Rüsselstunden, der dritte zu einem solchen mit 197 Stunden Rüsselzeit. Für alle 3 Larven liegt der Prototroch in der Zeichnung auf gleicher Höhe. Leider ist das Tier mit den 197 Rüsselstunden etwas gepresst. Es standen mir von den Tieren mit dieser Rüsselzeit, die sich im Leben stark krümmen, nur gepresste Exemplare zur Verfügung. Im natürlichen Zustand wäre die Breite dieses Stadiums vermutlich geringer gewesen. Die Länge wird durch die Pressung wenig geändert. Die Abbildung 5 belegt wie die Prozentzahlen die sehr beträchtliche Verkürzung des Vorderendes.

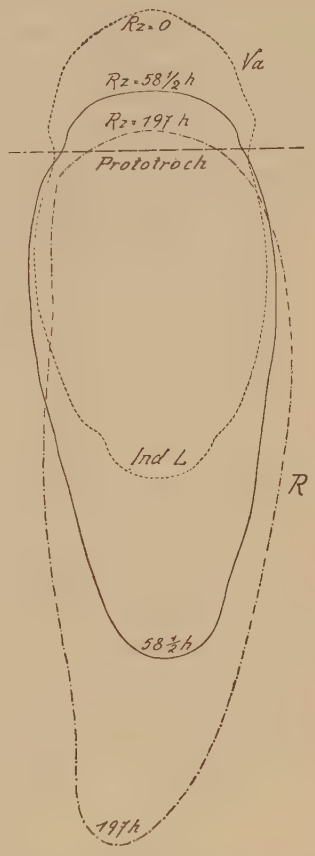

Fig. 5. — (Q 49; Q 18; L III a 17). Indifferente Larve und zwei Rüssellarven von 58 ½ und 197 Stunden Rüsselzeit 104-fach vergrössert übereinandergezeichnet. Die indifferente Larve ist Umzeichnung von Fig. 6 und 7 die Larve mit 197 Rüsselstunden Umzeichnung von Fig. 14 und 15. Lage des Prototrochs der 3 Tiere: langgestrichelter Querstrich. - Es sind nur die Körperumrisse angegeben. Die Figur zeigt die Verkürzung des Vorderendes und die Längsstreckung des Rumpfes bei zunehmender Vermännlichung. Das älteste Tier wurde jedoch mit Druck unter Deckglas fixiert und erscheint infolgedessen zu breit.

Es sei im Folgenden versucht, diese Änderung zu erklären. Im Vorderende der indifferenten Larven ist die Epidermis und das Mesoderm ausserordentlich lokkermaschig und vakuolig gebaut. Man vergleiche dafür Fig. 3 einer 11 Tage alten indifferenten Larve und Baltzer 1925 Fig. 3. Diese Struktur des Vorderendes ändert sich während des Rüsselparasitismus. Sie ist bei den Larven mit kurzer Rüsselzeit noch da. Der Sagittalschnitt einer zweistündigen Rüssellarve, der in Fig. 19 abgebildet ist, bietet für diese Tatsache ein gutes Beispiel. Die Epidermisvakuolen scheinen Flüssigkeit zu enthalten, die ohne Zweifel dem von Spengel (1879, S. 384/385) angenommenen Sekret entspricht [1]).

[1]) Die grünen Pigmenttropfen befinden sich nicht in diesen Sekretvakuolen.

Je länger die Larve am Rüssel sitzt, desto stärker verschwinden diese Vakuolen. Tiere mit 15 Rüsselstunden haben nur noch eine schwach blasige Epidermis. Ob der Vakuoleninhalt aus der Epidermis nach aussen oder (wie das Pigment) ins Innere des Vorderabschnittes und Rumpfes abgegeben wird, ist unsicher. In diesem Verschwinden des blasigen Baues, das sowohl die Epidermis wie auch das Mesoderm betrifft, haben wir zweifellos einen Faktor zur Verkleinerung des Vorderabschnittes vor uns. Jedoch kann er die Verkürzung nur zum Teil erklären, denn die maximale Verkleinerung und das Verschwinden der Vakuolen fallen zeitlich nicht zusammen. Ein zweiter Faktor mag in der Abgabe des Pigments und wahrscheinlich auch von Gewebe aus dem Vorderabschnitt in den Rumpf liegen, von der auf S. 29 ff. die Rede sein wird.

Die Verkleinerung des Schlundrings

Mit der Verkürzung des Vorderabschnittes verengert sich der Schlundring. In Fig. 16, dem Bild einer Larve von zwei Rüsselstunden, ist er noch weit und rundlich wie bei den indifferenten Larven mittleren Alters (Fig. 3). Seine Länge beträgt hier etwa 2/3 derjenigen des Bauchmarkes. Bei einer 30-stündigen Rüssellarve (Fig. 28) hat er noch etwa 1/3, in einer 64-stündigen noch etwa 1/4 der Bauchmarklänge (Fig. 17). Er hat in diesem Stadium der Verkleinerungeine charakteristische Rhombusform erhalten. Bei weiterer Einengung wird er wiederum rundlich, so bei einem 96-stündigen, allerdings sehr lang gestreckten Tier (Fig. 23). Er macht hier nur noch 1/8 der Bauchmarklänge aus. In den Männchen mit völlig verkürztem Vorderende bildet er nur noch eine enge Öse, die kaum mehr als den für den durchziehenden Samenschlauch notwendigen Raum frei lässt.

B. Das Pigment

Bekanntlich sind die Larven bei *Bonellia* eigentümlich grün gefärbt (Spengel 1879 ; Baltzer 1931 u. a. O.). Der Farbstoff bildet kleine Tröpfchen. Er ist ziemlich gleichmässig über die ganze Larve verteilt. Durch Alkohol und die meisten übrigen Fixierungsmittel wird das Pigment ausgezogen. Bei Fixierung in Zenkerschem Gemisch ohne Essigsäure bleibt das Pigment jedoch erhalten. Die Larven werden in diesem Fall nach der Methode von Fyg und Baltzer [1]) durch eine mit Sublimat gesättigte Alkohol-

[1]) Die Methode ist bei Hadorn 1932 S. 507 ff. beschrieben. Seither hat Baltzer die von Lehmann (1928, 1934) verwendete Phosphorwolframsäure für die Erhaltung des Pigments bei Bonellialarven verwendet und damit die unangenehme Verwendung der sublimatgesättigten Alkoholreihe ausgeschaltet.

reihe, die das Pigment nicht auflöst, in den Balsam gebracht. Die beigegebenen Pigmentbilder stammen von ungefärbten, nach dieser Methode konservierten Präparaten und wurden entweder mit dem Zeichenapparat oder nach Mikrophotographien hergestellt.

Die Pigmentierung der indifferenten Larve

An den Abbildungen der Fig. 6 und 7 möge die Pigmentverteilung an einer indifferenten Larve besprochen werden. Das Alter des Tieres ist

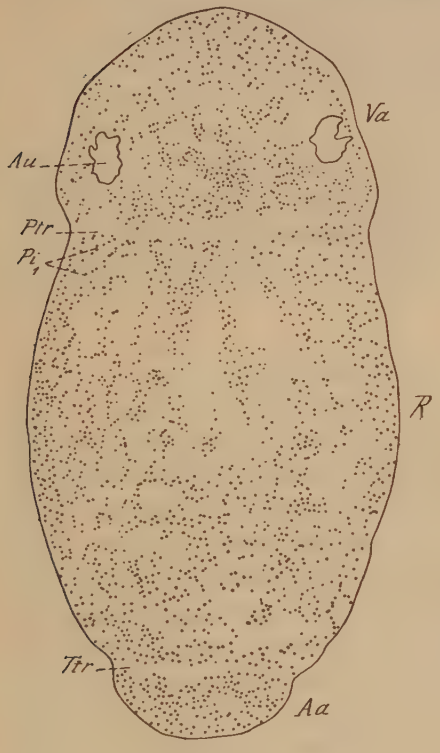

Fig. 6.

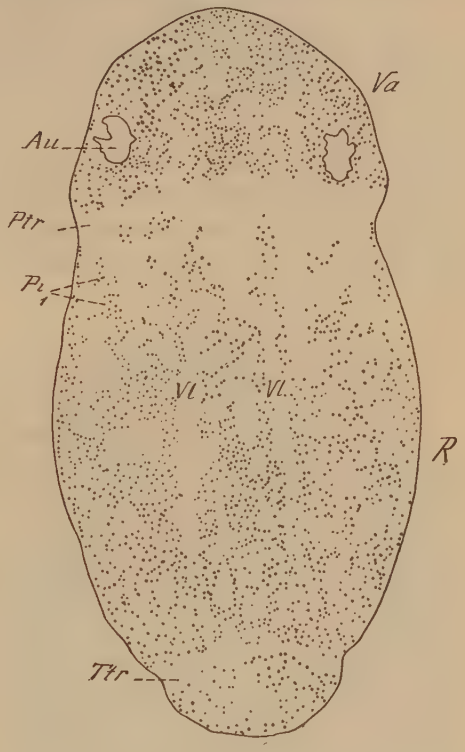

Fig. 7.

Fig. 6. — Dorsalansicht einer indifferenten schwärmenden Larve. Sie zeigt die Verteilung des Pigments. Die Zilien der Epidermis und der Wimperkränze sind nicht abgebildet. - Vergr. = 159 ×.

Fig. 7. — Ventralansicht der indifferenten Larve der Fig. 6. - Die frontale pigmentlose Querbahn zwischen den Augen ist nicht zu sehen. Übriges wie bei Fig. 6.

nicht genauer bekannt. Dem Stadium nach entspricht es etwa der 11-tägigen Larve der Fig. 3. Das grüne Pigment liegt ausschliesslich oder fast ganz im Bereich der Epidermis.

Die Dorsalseite (Fig. 6) ist gleichmässig locker pigmentiert; nur die Stellen der Wimperkränze sind, wie schon Spengel (1879) beobachtete,

pigmentfrei und am lebenden Tier durch weissliche Streifen auffällig. Ausserdem bleibt eine schmale, in der Zeichnung nicht sichtbare, frontale Querbahn zwischen den beiden Augenflecken ohne Pigment.

Auch die Ventralseite (Fig. 7) ist ziemlich gleichmässig pigmentiert. Wiederum sind hier die Stellen der Wimperkränze pigmentfrei. Endlich sind eine schmale unregelmässige Querzone dicht hinter dem Prototroch und zwei schmale Längsstreifen am Rumpf etwas pigmentärmer als die übrigen Bereiche. Die Längsstreifen liegen ungefähr über den Bahnen der zuerst getrennten ventralen Längsnerven.

Ob das Pigment zwischen oder in den Epidermiszellen liegt, konnte nicht sicher entschieden werden ; nach Spengel (1879; S. 385) wäre es in den Zellen. Sicher liegt es nicht in den auf S. 20 erwähnten Sekretvakuolen.

Nach Beobachtungen von Baltzer und auch von mir selbst verlieren viele indifferente Larven bei höherem Alter teilweise ihre Pigmentierung und zwar in ähnlicher Weise wie die Rüssellarven. Jedoch lassen sich hier — im Gegensatz zu den Rüssellarven — aus dem Umfang des Abbaus keine Schlüsse auf das Alter der Larve ziehen, da die Entpigmentierung bei den verschiedenen indifferenten Individuen zu verschiedener Zeit beginnt und verschieden weit geht.

Die Entpigmentierung der Rüssellarven

Die am Rüssel festsitzenden und sich männlich entwickelnden Larven unterliegen einer zunehmenden Entpigmentierung, deren Grundzüge schon Baltzer 1926 beschrieben hat. Wenn mir auch zur Untersuchung dieses Vorgangs in der Regel nur 1-2 Tiere von einem bestimmten Altersstadium zur Verfügung standen, so konnte doch ein Vergleich mit den nächstjüngeren und den nächstälteren Tieren zur Kontrolle herangezogen werden. Bei der Entpigmentierung geht das Pigment nicht verloren, sondern es geht in Tröpfchenform aus der Epidermis ins Mesoderm über und ballt sich dort zu Klumpen zusammen. Diese Einwanderung beginnt im Vorderabschnitt des Tieres. Im Sinne solcher einwandernder Tröpfchenreihen lässt sich Fig. 8 deuten. Das Bild ist ein Querschnitt aus der Urmundbläschenregion einer 4 ½-stündigen Rüssellarve, wo sich der grösste Teil des Pigments noch in der Epidermis befindet und erst ein kleinèr Teil in das unterlagernde Mesoderm ausgewandert ist.

Im Folgenden ist die Entpigmentierung, wie sie sich an etwas älteren Rüssellarven vollzieht, beschrieben.

Rüsselzeit 17 Stunden. Von diesem Tier wurden Dorsal- und Ventralseite photographiert und auf Grund dieser Photographien die Fig. 9 und 10 gezeichnet. Wir sehen, dass die Verteilung des Oberflächenpigments auf der Dorsalseite noch dieselbe ist, wie bei den indifferenten Tieren. Dagegen

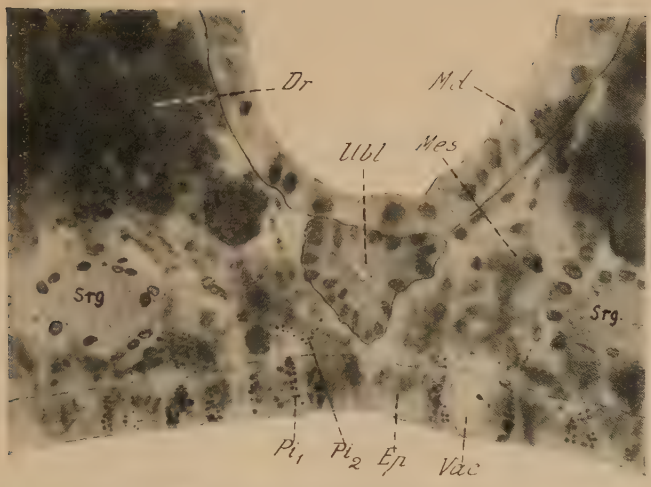

Fig. 8. —(M II h i). Querschnitt durch das Urmundbläschen einer Larve mit 4 ½ Stunden Rüsselzeit. Man beachte neben dem Urmundbläschen das grüne Pigment in der Epidermis (Spuren davon auch im Mesoderm Mes). Vergr. = 697.

Dr Drüsen; *Ep*, Epidermis; *Md*, Mitteldarm; *Mes*, Mesoderm; Pi_1, Oberflächenpigment der Epidermis, Pi_2, ins Mesoderm einwanderndes Pigment; *Srg*, Schlundring; *Ubl*, Urmundbläschen; *Vac*, Vakuole.

ist der Vorderrand und die ventrale Fläche des Kopfabschnitts sowie die Bauchseite des Rumpfes pigmentärmer geworden. Dabei haben sich einerseits viele Pigmenttröpfchen verkleinert (Vorderabschnitt), anderseits sind viele Pigmentpunkte verschwunden (Rumpf). Dass das Hinterende pigmentfrei ist, dürfte abnormal sein, denn andere Larven von ähnlichem Rüsselalter haben ein stark pigmentiertes Hinterende. Ausser dem Epidermispigment be-

Fig. 9

Fig. 9. —(L III 1 i) Dorsalseite einer männlichen Larve nach 17 Stunden Rüsselzeit. Vergr. = 145 ×.

Au, Augenflecken; Pi_1, Oberflächenpigment; Pi_2, Innenpigment; (*Ptr*), Stelle des Prototrochs; *R*, Rumpf; (*Ttr*), Stelle des Telotrochs; *Va*, Vorderabschnitt.

sitzen diese Rüssellarven im Gegensatz zu den indifferenten Tieren zahlreiche Pigmentballen im Innern des Körpers. Dieses Innenpigment (Pi_2) füllt das Innere des Kopflappens aus und gibt ihm eine dunkelgrüne Farbe. Es ist wohl kein Zweifel, dass diese Pigmentballen von der Resorption des Epidermispigments im Vorderabschnitt herrühren. Auch der Rumpfbereich enthält im Innern Pigmentballen, wenn auch weniger zahlreich. Sie können zum Teil vom Vorderabschnitt nach hinten gewandert, zum Teil auch durch Resorption des Pigments der ventralen Rumpfepidermis entstanden sein.

Fig. 10. — (L III | 1). Ventralseite einer Larve nach 17 Stunden Rüsselzeit. Gleiches Tier und gleiche Bezeichnungen wie in Fig. 9.
Beide Figuren zeigen neben dem durch Retouche verstärkten Oberflächenpigment das namentlich im Vorderabschnitt reichliche Innenpigment und die Rückbildung der Augenflecken. Die Pigmentlosigkeit des Hinterendes ist nicht normal - Vorderabschnitt ein wenig verkürzt.

Ausser der Resorption des grünen Pigments haben wir in Fig. 9 und 10 auch die Auflösung der Augenflecken vor uns, die aus braunem Pigment bestehen. Sie haben nicht mehr rundliche Form, sondern einen zerfetzten Umriss, der von der beginnenden Auflösung in mehrere Pigmentbrocken herrührt. Auch die Lage der Augenflecken hat sich verändert: sie befinden sich jetzt nahe an der Basis und nicht mehr wie bei den indifferenten Larven mittleren Alters in der mittleren Höhe des Vorderabschnitts. Diese Veränderung hängt mit der Verkürzung der Vorderabschnitts zusammen und zeigt, dass diese Verkleinerung zunächst den basalen Abschnitt betrifft.

Rüsselzeit 20 Stunden: Fig. 11. Die Pigmentierung der nicht abgebildeten Dorsalseite ist noch ähnlich wie bei indifferenten Larven. Dagegen ist das Pigment aus der Epidermis der Ventralseite des Vorderabschnittes und der angrenzenden Rumpffläche ganz verschwunden. Offensichtlich ist es ins Innere übergewandert. Dieses Innenpigment ist im Vorderabschnitt gehäuft; auch der Rumpf enthält eine grössere Zahl solcher ins Innere aufgenommener Pigmentbrocken. Die Rückbildung der Augenflecken ist

bei diesem Tier noch ungefähr gleich wie bei der Larve mit 17 Rüsselstunden. Auch hier liegen die Augenflecken nahe an der Basis des Vorderabschnittes.

Der Unterschied zwischen Fig. 10 und Fig. 11 ist auffallend gross, obgleich die Differenz des Rüsselalters nur drei Stunden beträgt. Eine

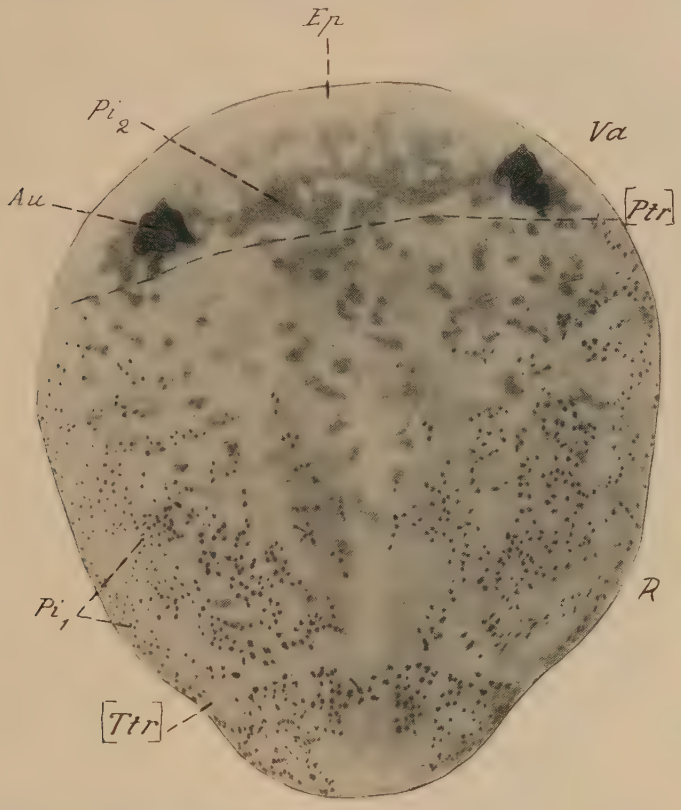

Fig. 11.—(Prot. M II e 55). Ventralseite einer männlichen Larve nach 20 Stunden Rüsselzeit, Photo; Oberflächenpigment und Augen nachretouchiert. Vergr. = 186 ×.
Bezeichnungen wie bei Fig. 9.

nicht abgebildete Larve von 22 Stunden Rüsselalter ist der Fig. 11 sehr ähnlich. Die Pigmentwanderung scheint sich nach diesen Beobachtungen rasch zu vollziehen. Gewisse Schwankungen von Individuum zu Individuum und von Zucht zu Zucht mögen ausserdem vorhanden sein.

Rüsselzeit 41 Stunden. Die Entpigmentierung auf der Ventralseite (Fig. 12) zeigt ein ähnliches Bild wie Fig. 11. Wiederum ist der vordere Teil der Rumpffläche und vor allem der Vorderabschnitt in der Epidermis entpigmentiert und innen mit grossen Pigmentbrocken ausgefüllt. Auf der Dorsalseite desselben Tieres (Fig. 13) ist die Entpigmentierung der Epidermis des Vorderendes, die in den vorher besprochenen Larven eben erst

eingesetzt hatte, jetzt vollständig. Sie bleibt auf den praetrochalen Abschnitt beschränkt und greift nicht auf den Rumpf über.

Der Abbau der Augenflecken ist weiter gegangen. Sie sind in einzelne Schollen aufgelöst, die nun, wie ein Teil der grünen Pigmentballen, ins Rumpfzölom aufgenommen werden. Da sie ursprünglich im Vorderabschnitt liegen und an ihrer braunen Farbe auch später als Augenpigment erkennbar sind, ist ihr Nachweis im Zölom des Rumpfes besonders bedeutsam. Sie beweisen allgemein, dass der Inhalt des Vorderabschnittes ganz oder teilweise in den Rumpf übertritt.

Fig. 12. — (Protok. Q 29). Ventralseite einer männlichen Larve nach 41 Stunden Rüsselzeit. Retouchierte Photographie. Umriss etwas schematisiert. Das Epidermispigment ist tiefschwarz, das Innenpigment dunkelgrau gezeichnet. - Verg. = 192 ×. Bezeichnungen wie in Fig. 9.

Von diesem Stadium an ändert sich die Pigmentierung der Epidermis nur noch wenig. Dagegen geht das Innenpigment ziemlich bald stärker in das Rumpfzölom über.

Rüsselzeit 197 Stunden. Nach ungefähr 100 Stunden Rüsselzeit geben die vermännlichten Larven ihren Parasitismus auf und kriechen nun frei am Rüssel hin. Das in Fig. 14 und 15 abgebildete vermännlichte Tier mit 197 Stunden Rüsselzeit ist also schon seit etwa 4 Tagen frei. Der Rumpf hat sich in die Länge gestreckt, der Vorderabschnitt sehr stark verkürzt.

Das Epidermispigment ist kaum anders als in dem schon vorher besprochenen Stadium der Fig. 12 und 13. Der kleine Vorderabschnitt ist dorsal und ventral in der Epidermis und im Innern pigmentfrei. Die Epidermis des ventralen Mittelbezirks des Rumpfs ist entpigmentiert; seine seitlichen Bezirke sind wie bisher pigmentiert. Die Dorsalseite des Rumpfs hat ihr ursprüngliches Epidermispigment bewahrt. Damit bietet die Dorsalansicht ein sehr charakteristisches Bild: Der entpigmentierte Vorderabschnitt sitzt dem grünen Rumpf als kleine weisse Kappe auf. — Der Rumpf enthält links

und rechts vom Darm Ballen von Innenpigment ; doch hat sich dessen Menge vermindert.

Zusammenfassung

Die indifferente Larve (Fig. 6, 7) ist überall grün pigmentiert mit Ausnahme der beiden Wimperkränze, der undeutlichen 2 pigmentfreien ventralen Längsstreifen im Rumpf und des frontalen Streifens, der am Vorderabschnitt die beiden Augenflecken verbindet. Das Pigment ist ganz oder fast ganz auf die Epidermis beschränkt.

Bei der sich männlich entwickelnden festsitzenden *Rüssellarve* können wir eine charakteristisch fortschreitende Entpigmentierung feststellen. Umgekehrt kann auch aus dem Grad dieser Entpigmentierung das Stadium und die Zeit des Rüsselparasitismus abgeschätzt werden. Dies gilt vor allem für die zwei ersten Tage des Rüssellebens.

Die wichtigen Schritte dieser Entpigmentierung sind die folgenden : Der Abbau des Pigments wird nach 10-20 Stunden Rüsselzeit sichtbar. Es wird zuerst die ventrale Epidermis des Vorderabschnitts und fast gleichzeitig diejenige der anschliessenden Ventralfläche des Rumpfes pigmentfrei. Die dorsale Epidermis des Vorderabschnittes entpigmentiert sich später. Die dorsale Epidermis des Rumpfes bleibt pigmentiert wie in der indifferenten Larve.

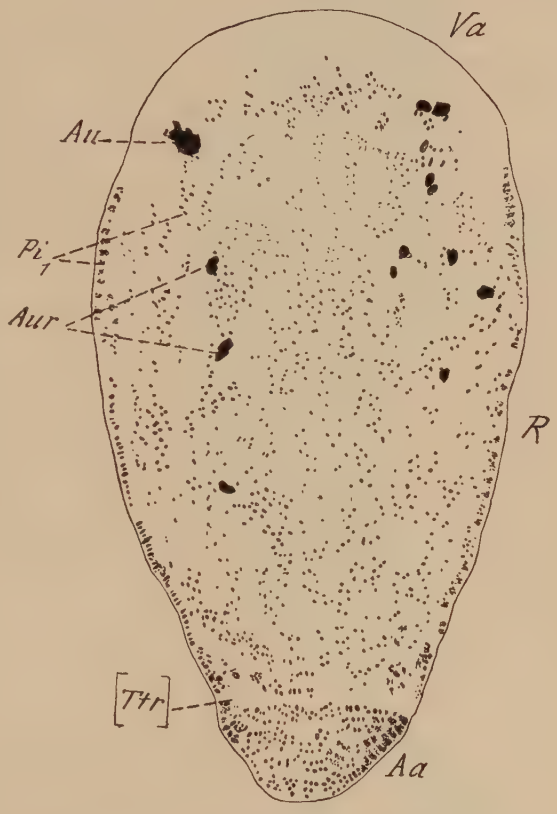

Fig. 13. — (Protok. Q 29). Dorsales Epidermispigment einer männlichen Larve nach 41 Stunden Rüsselzeit (Ventralseite dieses Tieres in Fig. 12). Starker Pigmentabbau im Vorderende, Rumpf ohne nennenswerten Pigmentverlust. Reste der Augenflecken im Vorderabschnitt und im Rumpf. Vergr. = 192 ×.

Aa, Analabschnitt ; *Au*, Augen ; *Aur*, Reste der Augenflecken im Rumpf ; *Pi*$_1$, Epidermispigment der Oberfläche ; *R*, Rumpf ; (*Tfr*), Stelle des Telotrochs ; *Va*, Vorderabschnitt (Abgrenzung gegen den Rumpf fraglich).

Die Entpigmentierung der Epidermis beruht auf einer Abwanderung des Pigments ins Innere des Körpers (Fig. 8). Da sie im Vorderabschnitt beginnt, wird zunächst dessen inneres Parenchym mit Innenpigment gefüllt. Die Larve besitzt infolgedessen gegen Ende des ersten und während des zweiten Lebenstages einen sehr charakteristischen Vorderabschnitt mit dunkelgrünem innerem Gewebe und heller, pigmentfreier

Fig. 14

Fig. 15

Fig. 14. — (Protok. L III a 17). Ventralseite eines Männchens, 197 Stunden nach seinem Ansetzen am Rüssel. Vorderabschnitt und Mittelstück des Rumpfes pigmentfrei. Brocken von Innenpigment im Rumpf. Zum Vergleich der Verkürzung des Vorderabschnittes benütze man Fig. 5. Vergr. = 110 ×.

Aa. **Analabschnitt; *Pi*$_1$, Oberflächenpigment; *Pi*$_2$, Innenpigment; *R*, Rumpf; *(Ttr)*, Stelle des Telotrochs; *Va*, Vorderabschnitt.**

Fig. 15. — (Protok. L III a 17). Dorsalseite des Tieres von Fig. 14. Der sehr stark verkleinerte Vorderabschnitt ist pigmentfrei, der Rumpf enthält noch Epidermispigment und Innenpigment. - Vergr. = 110 ×.

Bezeichnungen wie in Fig. 14.

Epidermis (Fig. 9-11). Gleichzeitig geht auch im Bereich des Rumpfes ein Teil des Pigments aus der ventralen Epidermis ins Innere des Rumpfes über (erstes Rumpf-Innenpigment). Vom Vorderabschnitt wandert das Innenpigment in den Rumpf weiter. Dies geschieht etwa vom 2.-3. Rüsseltag an. Es sind dann sowohl im Rumpf und oft besonders im Hinterende zahl-

reiche Ballen von Innenpigment anzutreffen. Jetzt ist der Vorderabschnitt, der sich ausserdem stark verkleinert hat, ganz pigmentfrei und sitzt dem Rumpf als kleine weisse Kappe auf (Fig. 12-15).

C. Die Wimperkränze

Auf S. 20 ff. sind die Wimperkränze der indifferenten Larven beschrieben. Später, im Alter von etwa 2-3 Wochen, machen die meisten indifferenten Larven eine Rückbildung der Wimperkränze durch und zwar verschwindet zuerst der Prototroch und erst etwas später der Telotroch.

Eine ähnliche Erscheinung wie bei diesen alten indifferenten Larven treffen wir bei allen Larven an, die sich an einen Rüssel angesetzt und ihre Vermännlichung begonnen haben.

Die ersten Zeichen der Rückbildung der Wimperkränze sind hier, wie aus den Fig. 16, 18 und 19 hervorgeht, schon bei den Larven mit 2 Stunden Rüsselzeit zu finden. In Fig. 16 ist eine solche Larve in Ventralansicht wiedergegeben, die aus horizontalen Längsschnitten rekonstruiert wurde. Der hintere Wimperkranz ist noch ganz intakt. Vom vorderen Wimperkranz stehen noch die Seitenteile und der Rückenteil. Dagegen ist der ventrale Teil, welcher der hier nicht gezeichneten Rüsselunterlage benachbart ist, schon in Rückbildung begriffen. Dasselbe Verhalten zeigt uns die 2-stündige Rüssellarve der Fig. 18 und 19. Die 4 $^3/_4$ - stündigen Rüssellarven zeigen ein ähnliches Bild.

Während der nächsten Rüsselstunden werden auch die seitlichen und dorsalen Teile des vordern Wimperkranzes rückgebildet, etwas später auch der hintere Wimperkranz. Die Larven mit 13 ½ Rüsselstunden haben keine Wimperkränze mehr.

Auch in älteren Larven kann die Stelle des ehemaligen Prototrochs auf Grund des Vorderrandes des Areals der Drüsenmündungen gefunden werden (Vergl. S. 38).

D. Die Haftdrüsen und das Haftvermögen der Larven am Rüssel

Bereits 1912 (S. 258) fand Baltzer im vordern Teil der männlichen Tiere Drüsen in grosser Zahl, die an der Ventralseite des vordersten Körperbezirkes ausmünden. Nach seiner Mitteilung und einer beigegebenen Zeichnung sollen es einzellige Drüsen sein. In einer neuen kurzen Mitteilung (1933) hat Baltzer diese Frage weiter verfolgt und mir sein Material, Schnittserien und Photographien, zur genaueren Untersuchung übergeben. Daneben stand mir auch eigenes Material zur Verfügung. (Totalpräparate indifferenter und männlicher Larven).

Zur Drüsenfärbung eignet sich, wie auf S. 18 berichtet wurde, das Bechersche Gallocyanin und das Gentianaviolett, letzteres vor allem für Schnitte, ersteres für Totalpräparate. Gallocyanin färbt das in den Drüsen enthaltene Sekret bläulich, Gentianaviolett dagegen violett. Das Material für die Schnittserien war von Baltzer mit heisser Fixierungsflüssigkeit fixiert worden. Bei diesem Vorgehen bleiben die Rüssellarven an ihrer Unterlage fest haften und lösen sich auch während ihrer Übertragung in Paraffin nicht ab. Solche Präparate lassen, da die Tiere noch am Rüssel sitzen, die Anheftungsweise und die Bedeutung des Drüsensekrets besonders klar erkennen. Von 37 derart fixierten Tieren mit verschiedener Rüsselzeit wurden 23 Stück mit ihrer Rüsselunterlage geschnitten und untersucht.

Im Folgenden beschreibe ich zunächst und nur kursorisch die Drüsen der indifferenten Larven, dann diejenigen der vermännlichten Tiere. Über den näheren histologischen Bau der einzelnen Drüsenzellen besitze ich keine Beobachtungen.

Die Drüsen der indifferenten Larven

Von indifferenten Larven konnten insgesamt 10 verschieden alte Tiere auf die Drüsenentwicklung untersucht werden. Das jüngste, das 4 Tage nach der Eiablage fixiert und später geschnitten worden war, wies weder färbbare Drüsen noch Drüsenmündungen auf. Dagegen konnten bei 2 Larven von 7 Tagen die Drüsenzellen durch Gentianaviolett und Gallocyanin gefärbt werden. Sie enthalten demnach wohl Sekret. Damit beginnt vermutlich auch ihre Funktionsfähigkeit.

Die Larven von 8 und 11 Lebenstagen (2, bezw. 1 Tier untersucht) haben ähnlich umfangreiche Drüsenkomplexe wie die später genauer zu besprechenden jungen Rüssellarven. Sie nehmen den Vorderteil des Rumpfes ein. Die Drüsenausführgänge sind in verschiedenem Grade von Sekret angefüllt, manchmal bis zur Kutikula der Epidermis.

Im Alter von 22 bis 23 Tagen konnten 3 Tiere untersucht werden, die alle die typische Ausbildung von Drüsen und Drüsenmündungen aufwiesen.

Die Drüsen der Rüssellarven

Ich beschreibe zunächst die Drüsenmündungen, dann die Drüsenkomplexe selbst und zum Schluss die Haftfläche, mit der die Larve am Rüssel sitzt.

Die Präparate bestätigten zunächst die 1912 von Baltzer gemachte Beobachtung, dass es sich um einzellige Drüsen handelt. Sie sind spindelförmig, enthalten in dem Plasmakörper einen Kern und besitzen einen langen, dünnen Ausführungsgang.

In einer Hinsicht ist die Baltzersche Mitteilung, wie Baltzer 1933 selbst schon angegeben hat, zu korrigieren: die Drüsenmündungen liegen nicht alle innerhalb, sondern zum Teil auch ausserhalb des Schlundrings. Ihre Mehrzahl ist in einer breiten Zone dicht hinter dem Prototroch angehäuft. Dies wird durch die Figuren 16 und 17 belegt.

Fig. 16 gibt den Zustand einer Rüssellarve wieder, die erst 2 Stunden parasitiert hatte. Die hier beobachteten Verhältnisse gelten angesichts der kurzen Rüsselzeit zweifellos auch für indifferente, zum Parasitismus bereite Larven.

Das Tier wurde samt der Rüsselunterlage, die hier nicht gezeichnet ist, in horizontale Längsschnitte zerlegt und die Figur aus den Schnitten rekonstruiert. Der Prototroch ist auf der Ventralseite noch eben nachweisbar. Durch ihn wird die genaue Grenze zwischen Vorderabschnitt und Rumpf angegeben. Die Drüsenmündungen sind als dunkel gefärbte (in der Zeichnung schwarze) Punkte sichtbar. Die meisten liegen in der erwähnten schmalen Querzone hinter dem Prototroch in der Ventralfläche des Rumpfes. Vor dem Prototroch liegen fast keine, weiter hinten in der Bauchfläche nur wenige.

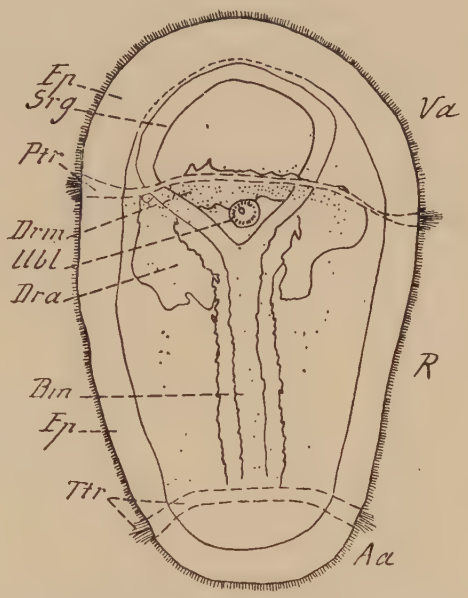

Fig. 16. — (Protok. Lo R 1.4). Drüsenareal und Drüsenmündungen bei einem Tier nach 2 Stunden Rüsselparasitismus. Das Areal der Drüsenmündungen liegt grossteils dicht hinter dem Prototroch. Rekonstruktion nach Frontalschnitten. Vergr. = 140 ×.
Aa, Analabschnitt; *Bm*, Bauchmark; *Dra*, Drüsenareal; *Drm*, Drüsenmündungen; *Ep*, Epidermis; *Ptr*, Prototroch; *R*, Rumpf; *Srg*, Schlundring; *Ttr*, Telotroch; *Ubl*, Urmundbläschen; *Va*, Vorderabschnitt.

In Fig. 17 ist in ähnlicher Weise eine ältere, vom Rüssel abgelöste Larve mit 64 Rüsselstunden abgebildet. Das Bild gibt nur die vordere Hälfte des Tieres in Ventralansicht wieder. Der Vorderabschnitt hat sich stark verkürzt. Er ist, wie in Fig. 16, frei von Drüsenmündungen. Die Wimperkränze sind rückgebildet; der Vorderabschnitt ist also nicht mehr durch den Prototroch bezeichnet. Die Zone zahlreicher Drüsenausgänge besteht jedoch auch hier und enthält einige Hundert dicht gedrängte Mündungen. Es ist kein Zweifel, dass durch ihre vordere Grenze auch in diesem Stadium der Hinterrand des Vorderabschnitts bezeichnet wird.

An diesem Tier wurde auch die allgemeine Verteilung der Drüsenmündungen genauer berücksichtigt. Auf der Ventralfläche wurden 568 Mündungen gezählt (die Mehrzahl wie in Fig. 16 im vordern Rumpfbereich), auf der Dorsalseite nur 10. Die Zahlen sind Näherungswerte. Darnach ist die ventrale Rumpffläche — vor allem ihr vorderer Bezirk — sehr drüsenreich, die Rückenfläche aber drüsenarm. Dem entspricht es, dass die Larven sich stets mit der Bauchfläche am Rüssel ansetzen; nur diese Fläche erhält reichlich Drüsensekret, mit dem sich die Larve am Rüssel anklebt.

Geben uns diese beiden Flächenbilder die Verteilung der Drüsenmündungen in der Bauchfläche wieder, so liefern uns Längs- und Querschnitte

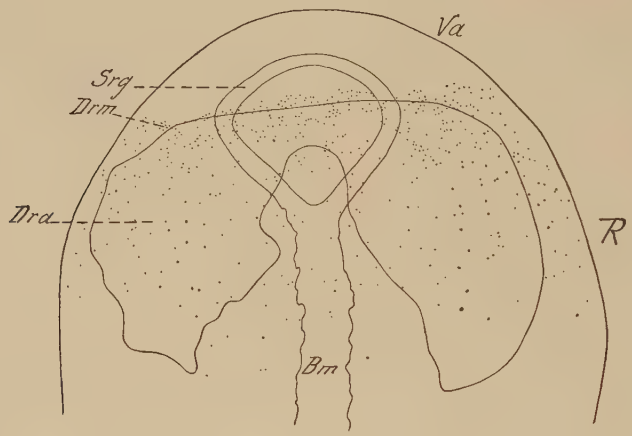

Fig. 17. — (Prot. Q 7). Begrenzung von Vorderabschnitt und Rumpf bei einem Tier nach 64 Stunden Rüsselansatz. Verbreitungsgebiet der Haftdrüsen und ihrer Mündungen. Starke Verkürzung des Vorderabschnitts. Nach Totalpräparat. Vergr. = 168 ×.

Bm, Bauchmark; *Dra*, Drüsenareal; *Drm*, Drüsenmündungen: *R*, Rumpf; *Srg*. Schlundring; *Va*, Vorderabschnitt.

über die Art der Ausführungsgänge genaueren Aufschluss. Wir sehen die mit Sekret gefüllten Gänge als feine, blau gefärbte, oft etwas angeschwollene Kanäle die Epidermis durchsetzen und, wenn die Schnitte günstig sind, nach innen an den Drüsenkomplex anschliessen, so in den Fig. 18 und 21 (Drm), Schnitte durch Larven von 2 und 13 ½ Rüsselstunden.

Gegenüber der Konzentration der meisten Drüsenmündungen auf eine posttrochale Zone dehnen sich die zugehörigen Komplexe der Drüsenkörper selbst weiter in den Rumpfbereich aus. Ihr Areal ist, da die Ausführungsgänge recht lang sein können, mit dem Mündungsbereich nicht identisch. Wie die beiden Fig. 16 und 17 zeigen, bleiben die beiden Drüsenkomplexe ziemlich unverändert, gleichgültig, ob es sich um junge oder um ältere Rüssellarven handelt. Stets besteht ihr Areal aus zwei grossen Lappen, die sich nur in der Prototrochgegend vereinigen, nach hinten aber getrennt

bleiben. Diese lappige Form wird durch den Darm und das Bauchmark hervorgebracht, die den Raum in der Mitte des Rumpfes einnehmen.

Die Lappenform des Drüsenareals kehrt auch in den Querschnittsbildern durch Larven verschiedener Rüsselzeit wieder. Fig. 20 zeigt einen Querschnitt durch den Vorderabschnitt des Rumpfes. Hier liegen die beiden Drüsenbezirke getrennt voneinander rechts und links vom Bauchmark. Fig. 30 dagegen zeigt einen weiter vorn gelegenen Querschnitt durch die Schlundringgegend. Hier bilden die Drüsen den einheitlichen medianen Bezirk, der auch in den Flächenansichten vorhanden ist und der nach hinten rechts und links in die seitlichen Bereiche übergeht.

Die Haftfläche bei den Rüssellarven. Das Drüsensekret fliesst aus den Drüsenmündungen nach aussen und breitet sich, wenn sich die Larve festsetzt oder festgesetzt hat, zwischen dem Larvenkörper und der Rüsselunterlage aus. Wir werden im Folgenden diesen mit Sekret ausgefüllten Bezirk als Haftfläche bezeichnen.

Die Ausbreitung des Sekrets hängt naturgemäss in hohem Grade vom Bezirk der Drüsenmündungen ab. Überdies muss jedoch das Sekret von den Drüsenmündungen aus im Zwischenraum zwischen Larvenfläche und Rüsselfläche weiter fliessen, denn die Sekretschicht dehnt sich von der schmalen Hauptzone der Drüsenmündungen weiter nach hinten und in geringem Grade auch nach vorne aus, wo wenige oder keine Drüsenmündungen liegen. Dabei spielt wahrscheinlich die Menge des abgegebenen Sekrets auch eine Rolle. Wir finden in manchen Fällen eine kompakte, stark blaue Schicht, in andern Fällen aber lediglich einen Bezirk feiner, schwach gefärbter Sekretpartikel.

Die im Folgenden besprochenen Figuren, die Larven mit verschiedenen Rüsselzeiten zugehören, geben eine Übersicht über die Ausdehnung der Haftfläche.

In Fig. 18 und 19 sind zwei Längsschnitte durch eine Larve mit 2 Rüsselstunden abgebildet. Der eine verläuft parasagittal (Fig. 18). Der Prototroch ist dorsal noch erkennbar. An der Ventralseite ist er rückgebildet; seine Stelle (Ptr) liegt der dorsalen Prototrochstelle gegenüber. Die durch Sekretkörnchen markierte Haftfläche ist klein und sekretarm. Sie dehnt sich von der Gegend des Prototrochs nur eine kurze Strecke weit nach vorn und nach hinten aus.

Der andere Schnitt (Fig. 19; es ist nur die vordere Hälfte des Tieres abgebildet) verläuft genau median, was dadurch gezeigt wird, dass er einen Längsschnitt durch das Bauchmark enthält. Hier ist die Sekretfläche noch kürzer als im parasagittalen Bereich.

Die beiden eben beschriebenen Figuren orientierten über die Längsausdehnung der Haftfläche einer Larve mit kurzer Rüsselzeit. In Figur 20 — zu einer Larve mit 4 $^3/_4$ Stunden Rüsselzeit gehörend — ist dasselbe für

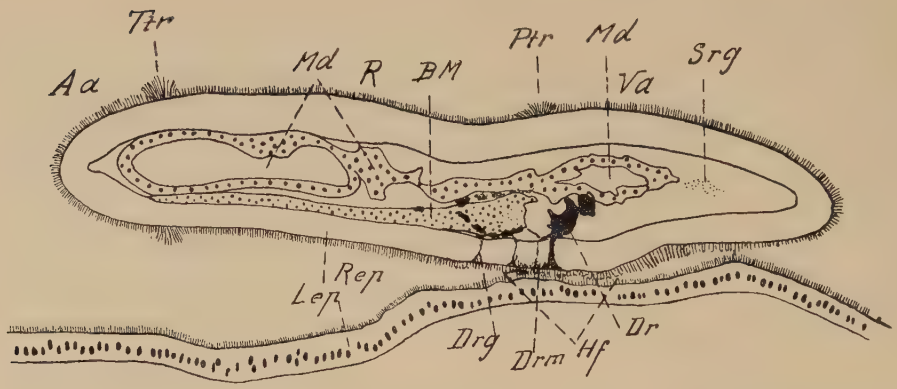

Fig. 18. — (Protok. Lo. R 1.1). Parasagittalschnitt durch eine Larve mit 2 Stunden Rüsselparasitismus (vergl. Fig. 19). Zwischen Larve und Rüsselepidermis Sekret. Grenze des Vorderendes durch den Prototroch und die vordersten Drüsenmündungen gegeben. Vergr. 180 ×.

Aa, Analabschnitt; *Bm*, Bauchmark (seitlich angeschnitten); *Dr*, Drüsen; *Drg*, Drüsenausführung; *Drm*, Drüsenmündungen; *Hf*, Haftfläche; *Lep*, Larvenepidermis; *Md*, Mitteldarm; *Ptr*, Prototroch; *R*, Rumpf; *Rep*, Rüsselepidermis; *S*, Sekret; *Srg*, Schlundring; *Ttr*, Telotroch; *Va*, Vorderabschnitt.

die Breitenausdehnung gegeben. Die Haftfläche nimmt bei dieser, im Querschnitt abgebildeten Larve etwa die halbe Breite der Ventralseite ein.

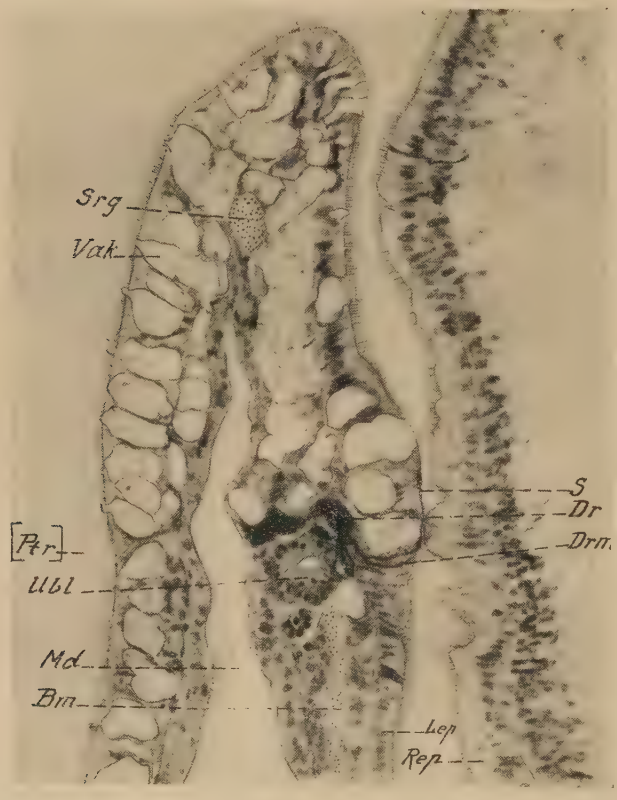

Fig. 19

Fig. 19. — (Protok. Nr. Lo R 1.1). Sagittalschnitt durch eine Larve von 2 Stunden Rüsselzeit. Vorderende noch sehr stark vakuolisiert und unverkürzt. Die Epidermisvakuolen sind durch die Färbung mit Gentianaviolett schwach bläulich angefärbt und ragen nicht selten als kleine Kuppen über die Kutikula der Epidermis hervor. Urmundbläschen unverändert. Vor dem Urmundbläschen Ubl Drüsen und Drüsenausführgänge. Retouchierte Photographie Vergr.=333×.

Bm, Bauchmark; *Dr*, Drüsen; *Drm*, Drüsenmündungen; *Lep*, Larvenepidermis; *Md*, Mitteldarm; *Ptr*, Prototroch; *S*, Sekret; *Srg*, Schlundring; *Ubl*, Urmundbläschen; *Vak*, Vakuole.

In Fig. 21 ist ein sagittaler Schnitt durch eine etwas ältere Rüssellarve mit 13 ½ Stunden Rüsselzeit wiedergegeben. Das Sekret bildet eine ziemlich dicke, stark gefärbte Schicht zwischen Larve und Rüsselepidermis und ist an der weiblichen Rüsselfläche auch etwas weiter nach vorn geflossen, wo die Larve dem Rüssel nicht mehr anliegt [1]). Trotz der Sekretmenge ist auch hier die Sekretzone ziemlich schmal. Der stark bewimperte

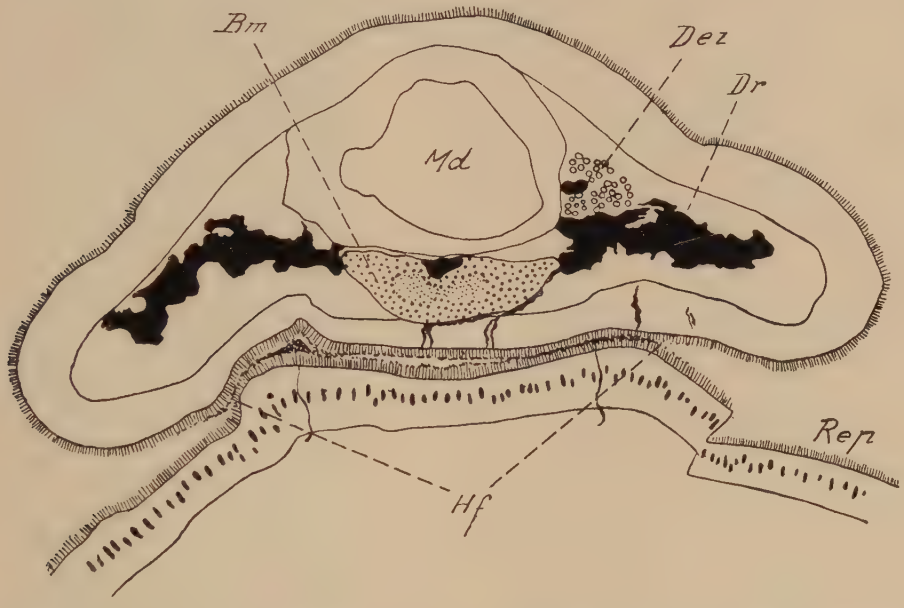

Fig. 20. — (Lo R 2 No. 3). Querschnitt durch eine Larve nach 4 3/4 Stunden Rüsselparasitisismus. Drüsen (mit Ersatzzellen) links und rechts von Bauchmark und Darm. Zilien von Larve und Rüssel im Haftfeld durch Sekret verklebt. Vergr. = 260 ×.

Bm, Bauchmark, *Dez*, Drüsenersatzzellen; *Dr*, Drüsen; *Hf*, Haftfläche *Md*, Mitteldarm; *Rep*, Rüsselepidermis.

Vorderabschnitt bleibt auch hier frei, ebenso der grössere Teil der ventralen Rumpffläche.

In Fig. 22 und 23 wiederholt sich diese Tatsache. Die 40 Stunden am Rüssel haftende Larve der Fig. 22 sitzt wiederum nur mit schmaler Haftfläche am Rüssel fest. Diese ist durch feine Sekretkörnchen markiert. Der langgestreckte Rumpf steht grösstenteils, der verkürzte Vorderabschnitt steht ganz frei ab. Die 96 Stunden lang parasitierende Larve der Fig. 23 verhält sich ähnlich. Da der Vorderabschnitt stark verkürzt ist, rückt die Haftfläche fast bis an die Körperspitze vor.

1) Dass sich der Vorderabschnitt der Larve nicht nachträglich bei der Fixierung abgelöst hat, beweist die gute Erhaltung der larvalen Zilien.

Die Breite der Haftfläche ist bei älteren Rüssellarven ähnlich wie bei der schon besprochenen Fig. 20. Man vergleiche dafür die Figg. 29 und 30.

Die abgebildeten Fälle geben keine genügende Anschauung von der Variabilität, die in der Ausdehnung der Haftfläche und zugleich in der Verkürzung des Vorderendes besteht. Um

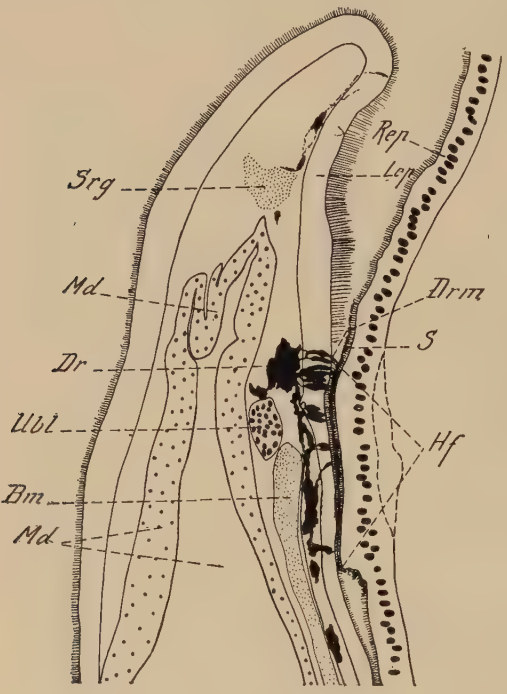

Fig. 21

Fig. 22

Fig. 21. —(Lo R 3.3). Sagittalschnitt durch eine Larve nach 13 ½ Stunden Rüsselparasitismus. Es ist nur das Vorderende wiedergegeben. Urmundbläschen in Rückbildung, Zellen nicht mehr radiär angeordnet. Vergr. = 278 ×.

Hf, Haftfläche; übrige Bezeichnungen wie in Fig. 19.

Fig. 22. —(Prot. Nr. XXXIII 5 a 5 No. 2). Sagittalschnitt durch eine Larve nach 40 Stunden Rüsselparasitismus. Drüsen und ausgeschiedene Sekretschicht schwach nachretouchiert. Vergr. = 156 ×.

Bm. Bauchmark; *Dr*, Drüsen; *Drm*, Drüsenmündungen; *Lep*, Larvenepidermis; *Md*, Mitteldarm; *Rep*, Rüsselepidermis; *Srg*, Schlundring.

dies zu zeigen, sind in Fig. 24 10 gut messbare Fälle zusammengestellt. Die lange Vertikale gibt jeweilen die Gesamtlänge des Tieres an, die danebenstehende kurze Vertikale aber die Länge und die genaue Lage der Haftfläche. Die gemessenen Zahlwerte wurden auf den Wert: Länge des Tieres = 100 umgerechnet. Ein kleiner Querstrich bezeichnet die Lage des Prototrochs. Er wurde bei den 5 ältesten Tieren, deren Prototroch rückgebildet war, am Vorderrande des Drüsenmündungsfeldes angenommen. Die

Zusammenstellung zeigt, dass die Haftfläche zwar immer das Drüsenmündungsfeld in sich einschliesst (es bildet meistens ihren Vorderrand), von Fall zu Fall aber recht verschiedene Ausdehnung besitzt. Die hintere Rumpfhälfte bleibt fast immer frei.

Etwas genauer ist noch die Verteilung des Sekrets in der Haftfläche zu besprechen, soweit sie an der Färbung mit Gentianaviolett erkannt werden kann. In einzelnen Fällen ist eine dicke Sekretschicht ausgebildet (Fig. 18), in den meisten Fällen ist aber nur eine dünne Körnchenlage erkennbar (Fig. 20, 21, 2 3, 30), in wieder anderen Fällen ist überhaupt kaum ein blau gefärbtes Sekret wahrnehmbar. Da die Gentianaviolettechnik überall gleich angewendet wurde, kann es sich wohl nicht einfach um Farbdifferenzen handeln; wahrscheinlich ist die Menge, vielleicht aber auch die Dichte des ausgeschiedenen Sekretes verschieden gross.

Charakteristisch ist in allen Fällen, dass die Zilien der Larve wie auch diejenigen der weiblichen Rüsselunterlage im Bereich der Haftfläche bestehen bleiben. Das Sekret scheint die beiden Zilienschichten oder oft auch nur die Zilienspitzen zu einer mehr

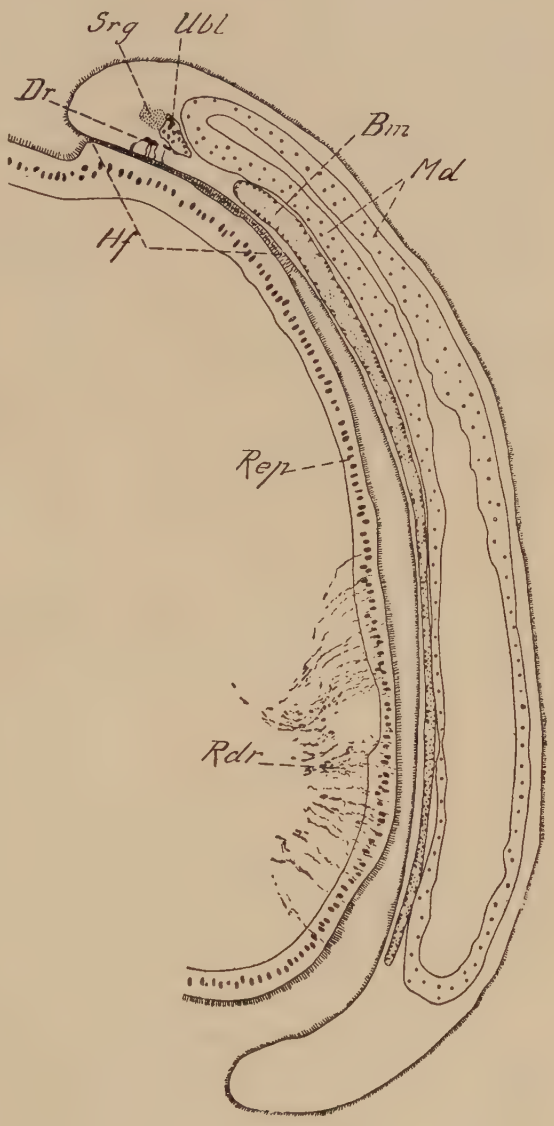

Fig. 23. — (Prot. Nr. Lo R 1/41). Verkürzung des Vorderendes nach 96 Stunden Rüsselparasitismus. Das Tier haftet der Epidermis des Rüssels nur mit einem schmalen Vorderbereich an. Vergr. 240 ×.

Bm, Bauchmark; *Dr*, Drüsen; *Hf*, Haftfläche, *Md* Mitteldarm; *Rdr*, Rüsseldrüsen; *Rep*, Rüsselepidermis, *Srg*, Schlundring; *Ubl*, Urmundbläschen.

oder weniger einheitlichen Haftfläche zu verkleben (Fig. 20, 22 und 23). Die Haftfähigkeit, d. h. die Zähigkeit des Sekrets ist beträchtlich. Es verursacht oft grosse Mühe, die lebende Larve von ihrer Rüsselunterlage mit einer Haarschlinge oder mit dem Wasserstrahl einer Pipette loszulösen, und Rüssellarven, die heiss am Rüssel fixiert worden waren, lassen sich kaum mehr ablösen. Es wurde bei dieser Fixierungsmethode die Rüs-

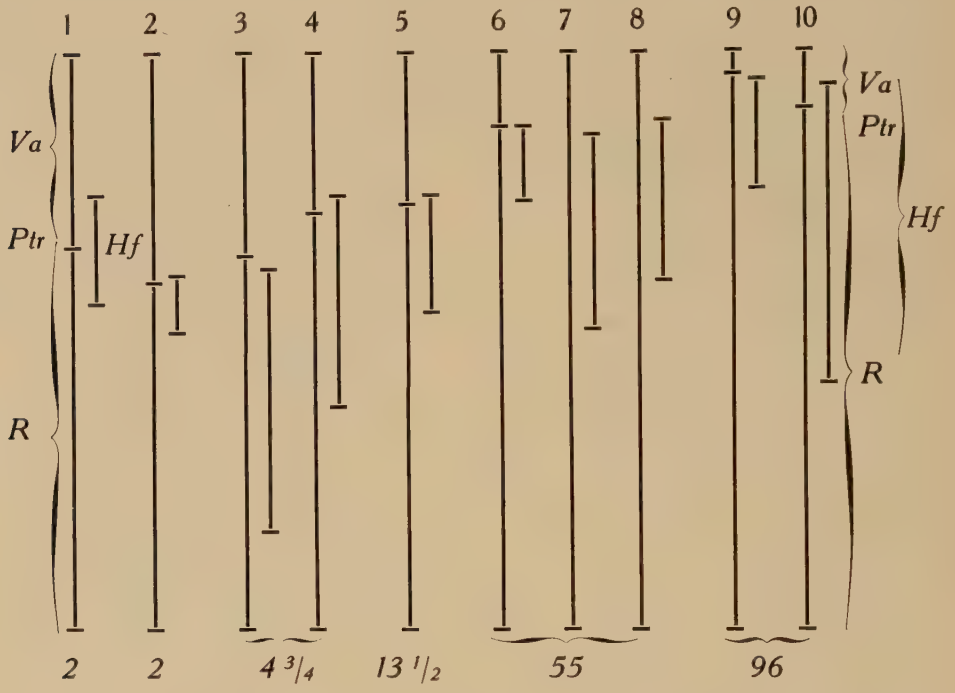

Fig. 24.—(Nr. 1, Lo R 11; Nr. 2. Lo R 15; Nr. 3, Lo R 2.1; Nr. 4, Lo R 2.3; Nr. 5, Lo R 3.3; Nr. 6, Lo R 5.2; Nr. 7, Lo R 5.3; Nr. 8, Lo R 5.4; Nr. 9, Lo R 6.4 I; Nr. 10, Lo R 6.2). Haftfläche und Verkürzung des Vorderendes in graphischer Darstellung. Kursiv: Rüsselzeiten in Stunden. Übrige Erklärungen im Text.

selepidermis nicht selten von der sich kontrahierenden Larve hochgehoben oder sogar vom darunter liegenden Parenchym losgerissen (Fig. 20, 30).

Die zuletzt noch aufzuwerfende Frage ist, ob nicht neben den Larvendrüsen auch die Rüsseldrüsen an der Anheftung beteiligt sind. Sie scheiden ebenfalls ein Schleimsekret aus (vergl. die Abbildung von W. Fyg in Baltzer 1931, Fig. 60). Mündungen von Rüsseldrüsen im Bereich anhaftender Larven waren bei mehreren meiner Schnittserien festzustellen (Fig. 19 unter dem Larvenvorderende, Fig. 20 und Fig. 23 hinter der Rumpfmitte). Für das Haftvermögen spielt dieses Rüsselsekret jedoch keine Rolle, sondern die Haftzone ist ausnahmslos nur da anzutreffen, wo *Larven* sekret vorhanden ist. So mündet bei Fig. 23 eine besonders grosse

Anhäufung von Rüsseldrüsen im Bereich der Larve aus. Trotzdem ist das Tier nicht in diesem Bezirk zum Festsitzen gekommen, sondern nur im Bereich der Mündungen der eigenen Drüsenzellen, wo sich eigenes Sekret anhäufte.

Es soll anhangsweise beigefügt werden, dass sich bei den jüngern männlichen Larven, die auf Schnitten darauf hin untersucht wurden, in der Nähe der Drüsen (meist etwas dorsal) eigentümliche Zellgruppen nachweisen lassen, die gelegentlich eine grosse Ähnlichkeit mit den ersten Stadien der Spermatogense haben (Fig. 20). Die älteren Tiere weisen jedoch diese Zellgruppen nicht mehr auf und es lässt sich im entsprechenden Bezirk auch keine Spermatogenese feststellen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um noch unentwickelte Drüsenzellen.

Die Drüsen und Drüsenmündungen der erwachsenen Männchen wurden nicht weiter untersucht. Ich begnügte mich mit der Feststellung, dass sowohl diejenigen Männchen, die im Darm der Weibchen gefunden werden wie auch diejenigen aus dem Uterus Drüsen mit sekretgefüllten Drüsenmündungen aufweisen können.

E. Die Spermatogenese

Es gelang mir nicht, die typischen Phasen der Spermatogenese (mit Reduktions- und Aequationsteilung) klar zu stellen. Infolgedessen muss ich mich, (im Anschluss an Spengel 1879), auf eine summarische Beschreibung der einzelnen Stadien beschränken und werde hinzufügen, in welchen Larventypen diese Stadien vorkommen.

Spermatogenesestadien

Stadium 1, Fig. 25 : Kleine Nester oder Klumpen von Urgeschlechtszellen im mesodermalen Parenchym, mit grossen, ovalen oder rundlichen Kernen (Fig. 3, Ugz). Sie kommen in ähnlicher Form auch im weiblichen Geschlecht am Bauchmark vor. Wir werden dieses Stadium als « *Urgeschlechtszellklumpen* » bezeichnen.

Stadium 2, Fig. 26 : Aus den Klumpen sind einschichtige Kugeln mit regelmässig gestellten Kernen geworden. Im optischen Querschnitt bilden die Kerne dieser Zellballen regelmässige Kreise. Während die Urgeschlechtszellklumpen auch bei weiblicher Entwicklung vorkommen (allerdings nicht im mesodermalen Parenchym), sind die Kugeln typisch männlich. Wir werden sie als « *Spermatogenesekugeln* » bezeichnen (Fig. 4, Spg_1).

Stadium 3, Fig. 27 : die Zellen der Kugeln wandeln sich in Spermatiden um. Die bisher kugeligen Kerne werden länglich. Diese Stadien seien als « *Spermatidenkugeln* » bezeichnet.

Die Spermatogenese bei den indifferenten Larven

Bei indifferenten Larven bis zum Alter von 8 Tagen tritt keine Geschlechtszellenbildung auf. Dagegen findet sich ein Anfang dazu in den 11-tägigen indifferenten Larven: von 8 Tieren,

Fig. 25. — (XXXIII 5 a 4 II). Urgeschlechtszellen im Mesoderm einer Larve mit 30 Rüsselstunden. Parasagittalschnitt. Vergr., 525 ×.

Drz?, Drüsenzelle?; *Epd*, Epidermis der Dorsalseite; *Epv*, Epidermis der Ventralseite; *Mes*, Mesoderm; *Ugz*, Urgeschlechtszellklumpen.

Fig. 26. — (B V a 6). Spermatogenesekugeln im Mesoderm einer Larve mit 74 ¼ Rüsselstunden. Aus einem Parasagittalschnitt. Vergr., 572 ×.

Ep, Epidermis; *Mes*, Mesoderm; Sp_1, Spermatogenesekugeln.

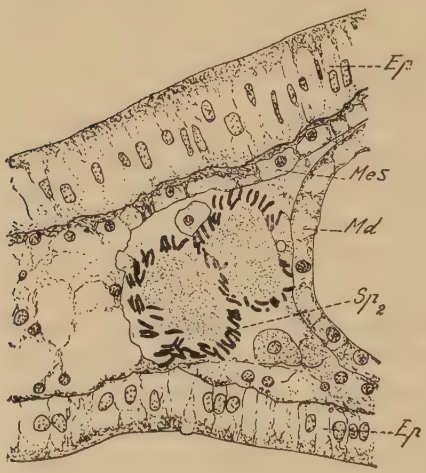

Fig. 27. — Prot. Nr. XXXIII 5 b 4, 2). Spermatidenkugeln im Mesoderm einer Larve, die vor 288 Stunden am Rüssel ansass. Aus einem Querschnitt. Vergr. = 572 ×.

Ep, Epidermis; *Md*, Mitteldarm; *Mes*, Mesoderm; Sp_2, Spermatidenkugeln.

die genau oder ungefähr dieses Alter hatten, besassen 2 keine Urgeschlechtszellen; die übrigen 6 enthielten in ihrem mesodermalen Parenchym 3-9 Urgeschlechtszellklumpen (Fig. 3). Der Form nach könnten diese Zellnester ebensogut bei weiblicher Entwicklung vorkommen; der Entstehungsort aber, das mesodermale Parenchym, deutet auf männliche Entwicklung hin. Spermatogenesekugeln fanden sich noch nicht vor. Mit noch höherem Alter nimmt die Zahl der Urgeschlechts- Zellklumpen in den indifferenten Larven zu. Ausserdem finden wir auch — in sehr stark variierenden Zahlen — Spermatogenesekugeln. 5 Larven vom 16. Tag besassen

nur undeutliche Klumpen des ersten Stadiums ; 5 weitere Larven desselben Alters dagegen enthielten 12-25 Zellgruppen, z. T. vom Urgeschlechtszellen-, z. T. vom männlichen Kugeltypus.

Endlich hatten 9 indifferente Larven von 22 Tagen alle ihre Spermatogenese begonnen. Ein Fall ist in Fig. 4 abgebildet. Dieses Tier wies neben 9 Klumpen 12 männliche Kugeln auf. Die 8 andern Tiere haben 3-40 Kugeln und Klumpen.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass der männliche Einschlag der älteren indifferenten Larven sehr verbreitet ist, aber sehr verschieden stark sein kann.

Die Spermatogenese bei den Rüssellarven. Vergl. Tab. 1.

Leider standen mir nur Larven bis zu 8 Tagen Rüsselalter zur Verfügung.

Larven bis zu *20 Stunden Rüsselparasitismus* unterscheiden sich in ihrer Geschlechtszellenentwicklung kaum von indifferenten Tieren. Es gibt Tiere ohne sichtbare Urgeschlechtszellen. Dies traf zu für eine Larve von 2 Rüsselstunden (Lo R 1.1), zwei Larven von 4 $^3/_4$ Stunden (Lo R 2, 1 und 3) und eine solche von 13 ½ Rüsselstunden (Lo R 3.3). Viele andere Tiere jüngern Rüsselalters dagegen enthalten die oben geschilderten Klumpen von Urgeschlechtszellen. Spermatogenese - Kugelstadien kommen nur selten vor [1]).

Bei etwas älteren Tieren, etwa von 40 Rüsselstunden an, treten neben Klumpen von Urgeschlechtszellen auch Kugelstadien auf. Ihre Zahl ist recht verschieden. Einige Zahlenwerte sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Urgeschlechtszellen wurden in diesen Tieren nicht mehr gefunden.

Die Larven von 96 Stunden Rüsselparasitismus, also kurz vor der Aufgabe der parasitischen Lebensweise, zeigen noch ein ähnliches Bild. Die Spermatogenese ist über das Kugelstadium noch nicht hinausgekommen.

Spermatidenballen mit längsgestreckten Kernen habe ich in meinem Material, das über ein Rüsselalter von 8 Tagen nicht hinausreicht, nur in wenigen Fällen gefunden.

---

1) Nach den Erfahrungen von Baltzer setzen sich die meisten indifferenten Larven im Alter von etwa 10 oder wenig mehr Tagen an weibliche Rüssel an, wogegen die älteren indifferenten Larven schwerer zum Ansetzen zu bringen sind. Die jungen Rüssellarven zeigen in Übereinstimmung mit dieser Beobachtung das Bild der indifferenten Larven von 11 Tagen.

TABELLE 1.

Entwicklung der Spermatogenese bei Rüssellarven.

Rüsselstunden	Protokollnummer	Anzahl der Tiere	Anzahl der Klumpen von Urgeschlechtszellen	Anzahl der Spermatogenesekugeln
2	Lo R 1 1	1	0	0
4 1/2	M II h 1	1	ca. 8	0
4 3/4	Lo R 2, 1 & 3	2	0	0
4 3/4	Lo R 2, 4	1	kleine Klumpen und Spermatogenesekugeln; zusammen ca. 7	
7	Q 24	1	ca. 9; klein	0
10	Q 11	1	ca. 18; klein	0
12 1/2	Q 13	1	ca. 20; klein	0
13 1/2	Lo R 3, 3	1	0	0
19 3/4	M II e 55	1	ca. 11; klein	0
21	B 2 b XXXIII5a1B	2	ca. 15; 0	0; 4
22	Q 1	1	10	0
23	I GaR¹b & 1GaR'e	2	0; 18	mindestens 8; 0
26	Lo R 4, 1 & Lo R 4, 3	2	vorhanden	0
26 1/4	M III e 2	1	ca. 16.	0
30	XXXXIII5a4 A, C, III, I, E, F, D.	7	wenige; 16; 16 ca. 18; 19; 22; ca. 24	0
36 1/2	L III b 5	1	Klumpen und Kugeln; zusammen 24	
40	XXXIII5b2, 5a5. 1 & b1A.	3	3; 4 - 6; 26	0
40	XXXIII5b1B & C	2	Klumpen und Kugeln; zusammen 9	
41	Q 29	1	Klumpen und Kugeln; zusammen 15	
45	M III e 1	1	Klumpen und Kugeln; zusammen 47	
45 3/4	I GaR²1	1	wenige	52
45 3/4	I GaR³ 5 & 6	2	0	30; 70
49	B II a 5	1	1	83
50	M III d 2 & 3	2	0	42; 46
50 1/2	Q 6	1	0	28
52	L III a 1	1	0	24
55	Lo M 1 a	1	0	43
57	Q 28	1	0	34
61	M II e 51	1	0	37
64	Q 7	1	0	52
66	Q 20	1	0	36
68 1/2	Q 15; Q 16	2	0	ca. 41; ca. 47
70 1/2	Lo M 2 a & 2 c	2	0	52; 60
75 1/4	B V a 3 - 6	4	0	34; 38; ca. 53; 75
76 1/2	L III i 3; 4	2	0	50; 51
80	B III a 8; 10 K III 1; 2	4	0	27; 37; 41; 44
86 1/2	L III h 3	1	0	38
94 1/4	M II e 45 & 46	2	0	33; 35

F. Urmundbläschen und Samenschlauch

1) *Das Urmundbläschen der indifferenten Larve.* Wie wir bereits auf S. 20 ff. gesehen haben, ist bei den indifferenten Larven im Bereich des Schlundrings ein Urmundbläschen anzutreffen. Seine Existenz wurde durch Spengel (1879, S. 385, Oesophagus-Anlage) festgestellt, seine Entstehung durch Baltzer (1912, S. 256 und 1925, S. 224) genau geschildert. Nach der Baltzerschen Arbeit von 1925 bildet die Larve einen spaltförmigen Urmund, der sich äusserlich völlig schliesst. Aus seinen Umschlagsrändern geht das genannte Bläschen hervor. Es löst sich vom Ektoderm nach innen los, rückt ins Parenchym zwischen Epidermis und Darm und bleibt dort im Winkel des Schlundrings liegen. In dieser Lage finden wir es auch in den 4-, 8- und 11-tägigen indifferenten Larven (Fig. 1-3).

Die Wandung des Bläschens besteht aus einer Schicht von mehr oder weniger regelmässig angeordneten Zellen, die ein kleines, verschieden deutliches Lumen umschliessen.

Bei den älteren Larven vom indifferenten Typus ist das Bläschen oft weniger deutlich und kann auch ganz verschwinden. Von den vier 16 Tage alten Stadien, die mir zur Verfügung standen, hatten 3 an Stelle des Bläschens nur einen undeutlichen Zellhaufen. Beim 4. Tier war auch dieser nicht mehr nachweisbar. Bei vier 22 Tage alten Larven dagegen hatte das Bläschen bei 3 Tieren den Typus einer regelmässigen Zellkugel mit sehr kleinem Lumen (Fig. 4). Das Bläschen des 4. Tieres war weniger deutlich.

2) *Urmund- und Samenschlauchbläschen der männlichen Larve.* Nach den weitern Angaben Baltzers von 1925 und 1931 S. 135 wird das Urmundbläschen bei der Entwicklung zum Männchen für den Aufbau des Samenschlauches, bei der Entwicklung zum Weibchen jedoch für den Aufbau des Vorderdarmes verwendet. Samenschlauch und Vorderdarm wären darnach homolog, und zwar würde sich diese Ansicht sowohl auf die Identität des Materials wie auf die Identität des Ortes stützen, da der junge Samenschlauch an derselben Stelle im Schlundring erscheint wie das Urmundbläschen. Diese Auffassung ist nach den folgenden Beobachtungen zweifelhaft geworden.

Zu meiner Untersuchung verwendete ich verschiedene Zuchtserien, deren Resultate zeitlich gut miteinander übereinstimmen. Die entscheidenden Beobachtungen wurden auf ausgewählte Totalpräparate und hauptsächlich auf Schnittserien gegründet. Die meisten Totalpräparate geben über die Weiterentwicklung des Urmundbläschens nur unsichere Auskunft.

Diejenigen Larven, die sich eben erst an einem Rüsselstück festgesetzt haben, sind wie die indifferenten Larven im Besitz eines deutlich wahrnehmbaren Urmundbläschens. In Fig. 16 sehen wir eine nach hori-

zontalen Längsschnitten rekonstruierte Totalansicht eines Tieres, das nach 2 Stunden Rüsselzeit fixiert wurde. Das Urmundbläschen ist in diesen Stadien von rundlicher Form. Seine Wandung besteht aus einer einzigen Zellschicht. Die Zellen sind radiär um ein kleines, meist deutlich erkennbares Lumen angeordnet. Ihre Kerne liegen an der Peripherie der Zellen.

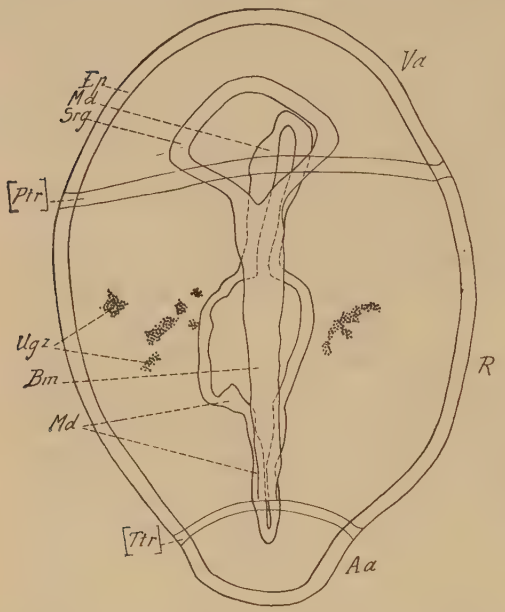

Fig. 28. — (Prot. Nr. XXXIII 5 a 4 II). Männliche Larve nach 30 Stunden Rüsselparasitismus. Nach Totalpräparat mit Überprüfung an Schnittserie (sagittal). Das Urmundbläschen fehlt. Die Prototrochwimpern sind rückgebildet. Ihre ehemalige Lage konnte auf Grund der Zellbeschaffenheit der ehemaligen Wimperzellen festgestellt werden, da diese von den übrigen Epidermiszellen verschieden sind. Vergr. = 145 ×.

Aa, Analabschnitt; *Bm*, Bauchmark; *Ep*, Epidermis; *Md*, Mitteldarm; (*Ptr*), Prototrochstelle; *R*, Rumpf; *Srg*, Schlundring; (*Ttr*), Stelle des Telotrochs; *Ugz*, Urgeschlechtszellen; *Va*, Vorderabschnitt.

Wie bei den indifferenten Larven liegt das Urmundbläschen im Winkel der zusammenstossenden Schlundringschenkel und etwas hinter dem Prototroch. Ähnliche Verhältnisse zeigt auch die Figur 19 einer Larve mit 2 Rüsselstunden und Fig. 8 einer solchen mit 4 ½ Rüsselstunden. Bei beiden ist die Lage des Schlundrings ungefähr dieselbe, doch ist das Bläschen bei Fig. 19 etwas weiter nach vorn, direkt unter die Stelle des ehemaligen Prototrochs, gerückt.

Beide Figuren geben auch über die Lage zum Darm genaueren Aufschluss: das Urmundbläschen grenzt nach innen an den Mitteldarm, nach den Seiten an das Parenchym im Schlundring, nach aussen an die Epidermis.

In etwas weiter entwickelten Rüssellarven unterliegt das Urmundbläschen einer Reduktion. Seine Zellen und Kerne verlieren ihre regelmässig radiäre Anordnung. Fig. 21 zeigt diese Reduktion in einem Sagittalschnitt durch eine 13 ½ - stündige Rüssellarve. Das Bläschen ist zwar noch vorhanden und liegt dicht an der Gabelung der Schlundringschenkel, aber seine Zellen und Kerne bilden ein unregelmässiges Häufchen. Das Lumen ist verschwunden. In noch älteren Rüssellarven ist schliesslich auch ein solches Zellhäufchen nicht mehr nachweisbar. Dies ist der Fall bei Fig. 28, die einer Larve von 30 Rüsselstunden zugehört.

Bei wesentlich älteren Rüssellarven ist jedoch wieder ein Häufchen ungeordneter Zellen festzustellen. Es ist abgebildet für eine 55-stündige

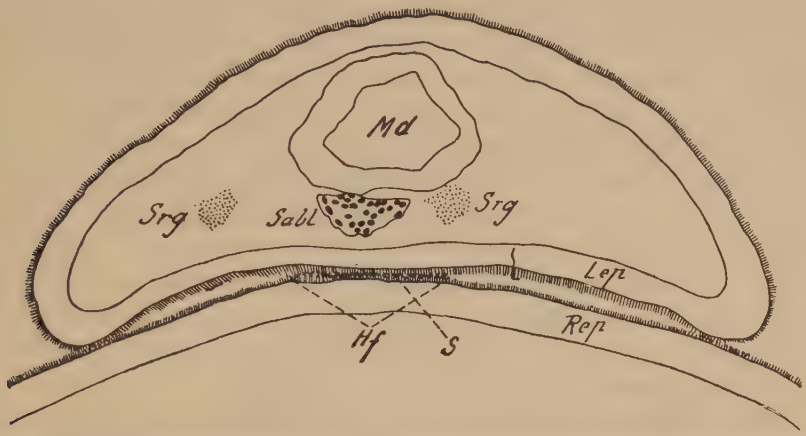

Fig. 29. — (Prot. Nr. Lo R. 3). Querschnitt durch die Samenchlauchbläschenregion einer Larve mit 55 Stunden Rüsselzeit. Rüsselepidermis und Rüsselzilien schematisiert. Vergr. = 217 ×.
Hf, Haftfläche; *Lep*, Larvenepiderms: *Md*, Mitteldarm; *Rep*, Rüsselepidermis: *S*, Sekretschicht; *Sabl*, Samenschlauchbläschen; *Srg*, Schlundrig.

Larve in Fig. 29 und für zwei 96-stündige Larven in Fig. 23 und 30. Die Lage ist fast genau identisch mit derjenigen des Urmundbläschens.

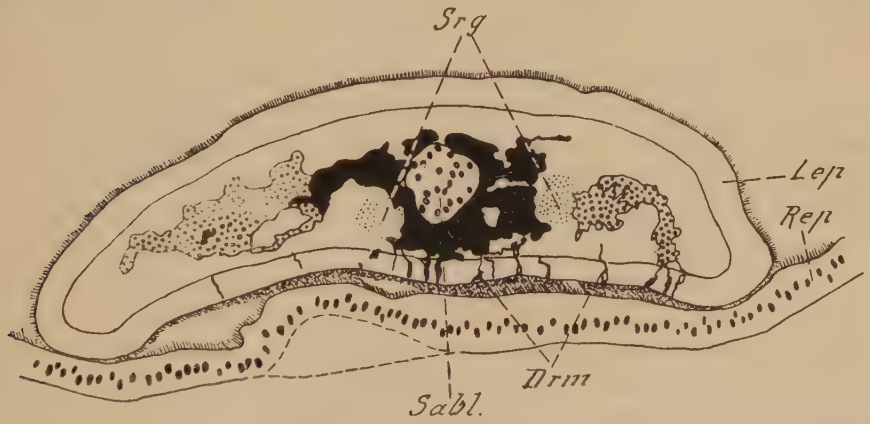

Fig. 30. — (Prot. Nr. Lo R 6 Nr. 2). Querschnitt durch eine Larve nach 96 Stunden Rüsselparasitismus. Bildung des Samenschlauchbläschen Sabl, dessen Zellen noch nicht radiär angeordnet sind. Die Bildungsstelle ist identisch mit der Stelle des Urmundbläschens der jungen Larven im Winkel des Schlundrings Srg. Sabl von Drüsen mit Drüsenmündungen Drm umgeben. Die Drüsen haben sich in der Nähe des Sabl. stark gefärbt, weniger gegen die Seiten zu (grob punktiert). Vergr. = 340 ×.
Drm, Drüsenmündungen; *Lep*, Larvenepidermis; *Rep*, Rüsselepidermis; *Sabl*, Samenschlauchbläschen; *Srg*, Schlundring.

Der neue Zellhaufen ist nur wenig nach vorn, bis an den Vorderrand des Schlundrings, verschoben (Fig. 23).

In dieser Zellansammlung ist eine der Samenschlauchanlagen gegeben, die Baltzer beschrieben hat. Ich bezeichne sie dementsprechend als Samenschlauchbläschen. Da nach dem Gesagten die Beziehung zwischen dem Zellmaterial der beiden Bläschen schwer klar zu stellen ist, habe ich zahlreiche Rüssellarven verschiedenen Alters genauer untersucht. Die Ergebnisse sind in der beifolgenden Tabelle 2 zusammengestellt. Es ist ausser der Zahl der Tiere jeweilen angegeben, wie viele Stunden die Larven parasitiert haben und wie sich ihr Bläschenmaterial verhält. In einer letzten Kolonne ist die Deutung des Materials eingesetzt. Aus der Tabelle geht hervor, dass ungefähr von der 23. bis zur 55. Rüsselstunde eine Phase der Diskontinuität besteht, in der das Material des Urmundbläschens nur noch in unsicheren Resten oder überhaupt nicht mehr nachgewiesen werden kann. Von 33 genau untersuchten Tieren dieser Phase waren 16 sicher bläschenlos, die übrigen enthielten fragliche Zellgruppen.

Nach diesen Beobachtungen erscheint die Deutung des Samenschlauchbläschenmaterials als Urmundmaterial ziemlich zweifelhaft. Es spricht für eine Homologie, dass das neu auftretende Samenschlauchbläschen fast genau am gleichen Ort wie das Urmundbläschen entsteht. Jedoch besteht eine morphologische Unterbrechung. Infolgedessen muss die Frage der Homologie von Vorderdarm und Samenschlauch unentschieden bleiben, obgleich zu ihren Gunsten ausser dem gleichen Entstehungsort der beiden Bläschen auch andere starke topographische und entwicklungsmechanische Gründe sprechen (Spengel 1879, Baltzer 1931, S. 136 und frühere Arb.).

An das Stadium des Samenschlauchbläschens schliesst sich die Samenschlauchbildung in der Weise an, wie sie Baltzer (1925, S. 123 ff) für *Bonellia viridis* und Michel (1930, S. 30 ff) für *B. fuliginosa* beschrieben haben. Es bildet sich eine zweite Samenschlauchanlage, indem ein längliches Säckchen vom Vorderende der Larve her einwuchert und sich mit dem Samenschlauchbläschen verbindet. Sein Entstehungsort ist die Prototrochzone, die in diesem Stadium auf Grund der Haftdrüsenmündungen (vergl. S. 27) noch nachweisbar ist. In späteren Stadien verbindet sich das einwuchernde Bläschen mit dem Samenschlauchbläschen. Die feineren Vorgänge mögen bei Baltzer 1925, Fig. 5-7 nachgesehen werden. Ich kann dieser Beschreibung die genauere zeitliche Bestimmung hinzufügen.

Die vordere Einwucherung beginnt in 45- und mehrstündigen Larven. Die Vereinigung der beiden Anlagen vollzieht sich frühestens in 66-stündigen Tieren. Die Variabilität dieses Zeitpunktes ist ausserordentlich gross. Es ist möglich, dass die durchschnittlich höhere Zuchttemperatur in Neapel eine Erklärung für die Verschiedenheit geben könnte. Wie auf S. 18 mitgeteilt wurde, ist das Berner Material bei einer Temperatur von 18-20° Celsius gezüchtet worden. Leider sind für die Neapler Larven die Temperaturen nicht notiert worden.

TABELLE 2.

Das Verhalten von Urmundbläschen-und Samenschlauchbläschenmaterial bei Rüssellarven steigenden Alters.

Rüsselstunden	Protokollnummer	Anzahl der Tiere	Bläschenmaterial	Deutung
2 - 7		7	Deutliches Bläschen mit Lumen wie bei indifferenten Larven	
10		1	Vorhanden	Zellmaterial
12 1/2	Q 13	1	Unsicher	
13 1/2		1	Desorganisiert (Fig. 21)	des
19 3/4		1	In Rückbildung begriffen	Urmundbläschens
21	B 2 b	1	Nicht auffindbar	
21	XXXIII5a1B	1	Unorganisierte Zellgruppe	
22	Q 1	1	Unsichere Zellgruppe	
23	I GaR¹ e	1	Fehlend	
26	LoR4 1 & 3	2	Unsichere Zellgruppe oder fehlend	
26	M III e 2	1	Fehlend	
30	B III a 3; XXXIII5a4C	2	Unsicher	
30	XXXIII5a4A ; D; E; F; I; III	6	Fehlend	
36 1/2	L III b 5	1	Fehlend	
40	XXXII5a5 . 1 und XXXIII5b1C	2	Fragliche Zellgruppe	Phase
40	XXXIII5b1B	1	Gut abgegrenzte Zellgruppe	der
40	XXXIII5a5 . 2 und XXXIII5b1A	2	Fehlend	Diskontinuität
41 - 45	Q 29; M III e 1	2	Fehlend	
45	M III e 2	1	Unsicher	
45 1/4	I GaR² 1; 3; 4	3	Unsichere Zellgruppe	
49 - 50	BIIa5; M III d 2; M III d 3	3	Fehlend ?; fehlend; unsichere Zellgruppe	
52 - 55	L III a 1 und Lo M 1 c.	2	Fehlend	
55	LoM1a und 1d, LoR5 . 2	2	Unsichere Zellgruppe	
55	LoR5 3 & 4	2	Deutlich abgegrenzte, radiär geordnete Zellgruppe	
57 - 58		2	Unsicher	
61 - 63		2	Deutlicher, ungeordneter Zellhaufen	
64		2	Unsicher	
66 - 68 1/2		2	Deutlich abgegrenzter Zellhaufen	
70		2	Fehlend; ungeordnete Zellgruppe	Zellmaterial
74		1	Gut abgegrenzter Zellhaufen	des
74		2	Gut abgegrenzter Zellhaufen mit deutlichem Lumen	Samen-
76		2	Deutlicher Zellhaufen	schlauchbläschens
80		1	Ungeordneter Zellhaufen	
80		4	Deutlicher Zellhaufen mit Lumen	
83		1	Deutlicher Zellhaufen mit Lumen	
83		2	Wenige unregelmässige Zellgruppen	
93 und mehr		Zahlreiche	Deutlich abgegrenztes Säckchen mit Lumen	

V. Zusammenfassung

Nach Spengel (1879) entwickelt sich aus dem Ei der *Bonellia* zunächst eine indifferente Larve, die sich entweder frei lebend zum Weibchen, oder, vorübergehend am Rüssel eines Weibchens der eigenen Art parasitierend, zum Männchen entwickelt (Baltzer 1914 u. a. o.). Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Organisation der indifferenten und der durch Rüsselparasitismus vermännlichten Larve.

Der Bau der indifferenten Larve

Die Untersuchung erstreckte sich auf indifferente Larven verschiedenen, genau bekannten Alters (von der Eiablage an gerechnet). Die Zuchttemperatur betrug 18-20°.

1) 4-8 Tage alte Larven (Fig. 1 und 2). Diese Larven gehören in die erste Entwicklungszeit, in der sie sich noch nicht am weiblichen Rüssel ansetzen können. Sie haben schon indifferenten Typus : Körper rundlich-tonnenförmig, mit zwei Wimperkränzen und grünem Pigment. Durch den vordern Wimperkranz (Prototroch) werden am Körper zwei Hauptteile geschieden: Vorderabschnitt und Rumpf. Das Nervensystem ist noch in der Entwicklung begriffen. Es besteht aus dem Schlundring (mit einer Querbrücke hinter dem Urmundbläschen) und aus zwei getrennten ventralen Rumpfnerven. Diese verwachsen in etwa 8-tägigen Larven zum Bauchmark. Die Entstehungsweise des Bauchmarks entspricht der von Michel 1930 für *Bonellia fuliginosa* gegebenen Schilderung.

2) 11 Tage alte Larven (Fig. 3). Larven dieses Alters gehören in die zweite Entwicklungsperiode indifferenter Tiere, in der die Anheftung am weiblichen Rüssel möglich ist. Larven dieser Phase sind von den früheren Autoren (Spengel 1879, Baltzer 1925) eingehend beschrieben worden. Ihrer Beschreibung wird die genaue Schilderung der grünen Pigmentierung beigefügt (S. 28, Fig. 6 und 7), ferner diejenige der Haftdrüsen (S. 36), mit deren Sekret sich die Larven am Rüssel festheften.

3) 16 und 22 Tage alte indifferente Larven (Fig. 4). Larven dieser Phase, die sich schwerer an weibliche Rüssel ansetzen, zeigen oft eine gewisse Vermännlichung; die Wimperkränze sind häufig rückgebildet, das Vorderende kann verkleinert und in verschiedenem Grade entpigmentiert sein. Im Mesoderm finden sich die ersten Stadien der Spermatogenese; « Spermatogenesekugeln » in verschiedener Anzahl.

Der Bau der vermännlichten Larven

Die männliche Entwicklung wird in den meisten Fällen durch die Anheftung der Larve am Rüssel eines weiblichen Tieres ausgelöst. Die indifferente Larve wird damit zur « Rüssellarve ». Diese parasitäre Periode

dauert ungefähr 4-5 Tage, dann löst sich das Tier, das nun schon zahlreiche männliche Eigenschaften zeigt, vom Rüssel wiederum los und macht freilebend seine weitere männliche Differenzierung durch. Als Rüsselzeit (in Stunden angegeben) wird die Zeit vom Ansetzen der Larve am Rüssel bis zur Untersuchung, bezw. Fixierung bezeichnet. Alles für die vorliegende Untersuchung verwendete Material ist seiner Rüsselzeit nach genau bekannt (vergl. S. 17). Der Vermännlichungsprozess der Rüssellarve beginnt wenige Stunden nach dem Anheften am Rüssel. Er bezieht sich bekanntlich nicht nur auf die Geschlechtszellen, sondern auf fast alle Organe des Körpers.

A. Verkürzung von Vorderabschnitt und Schlundring (S. 35 ff., Fig. 11, 15, 22, 23). Die Länge des Vorderabschnittes (durch den Prototroch gegen den Rumpf abgegrenzt) beträgt bei der indifferenten Larve ca. 1/3 der Gesamtlänge. Er wird während des Rüsselparasitismus auf 1/12-1/50 der Gesamtlänge reduziert. Die Gründe für diese Verkürzung liegen wahrscheinlich z. T. im Verlust der blasigen, vakuoligen Struktur, z. T. in der Auswanderung des grünen Pigments und anderen Materials aus dem Vorderabschnitt in den Rumpf. Auch der Schlundring wird erheblich verkleinert. Er wird zunächst verengt rundlich, dann mehr rhombisch, schliesslich ganz eng und rund.

B. Resorption des grünen Pigments (Konservierungsmethode des Pigments vergl. S. 27). Während der ersten Tage des Rüsselparasitismus werden der Vorderabschnitt und die Ventralfläche des Rumpfes, die in der indifferenten Larve grün pigmentiert sind, in gesetzmässig verlaufender Weise pigmentfrei. Aus dem Grad der Entpigmentierung und der Pigmentverschiebung lässt sich ziemlich gut auf die Zeitdauer des absolvierten Parasitismus zurückschliessen.

Es entsteht ein erstes charakteristisches Stadium der Entpigmentierung: Fig. 9-11, beginnend mit 17-20 Rüsselstunden. Das Pigment wandert aus der Epidermis ins Innere des Vorderabschnittes über (« Innenpigment ») und sammelt sich dort an. Infolgedessen wird der (mit Ausnahme eines Querstreifens zwischen den Augen) ursprünglich gleichmässig pigmentierte Vorderabschnitt in der äussersten Schicht hell, im Innern dunkelgrün. Neben dieser Resorption des Pigments beginnt auch die Resorption der Augenflecken.

Auf dieses Stadium folgt am dritten Rüsseltag eine völlige Entpigmentierung des inzwischen stark verkürzten Vorderabschnittes. Das Innenpigment wandert in den Rumpf über, wo es in Form von grünen Brocken in der Leibeshöhlenflüssigkeit umhergetrieben wird (Fig. 14 und 13).

C. Die Rückbildung der Wimperkränze beginnt wenige Stunden nach dem Ansetzen der Larven am Rüssel. Sie ergreift zuerst den vorderen, dann den hinteren Wimperkranz (S. 38 ; Fig. 16, 18, 19, 21).

D. Die Haftdrüsen und das Haftvermögen (S. 36 ff.; Fig. 4, 16-24, 29, 30). Im vorderen Teil des Rumpfes befindet sich ein grosser zweilappiger Komplex einzelliger Drüsen, deren Sekret (es kann mit Gallocyanin n. Becher und Gentianaviolett gefärbt werden) die Anheftung der Larven am Rüssel bewirkt. Dieser Drüsenkomplex ist auch schon bei indifferenten Larven von 7 und mehr Entwicklungstagen nachweisbar. Die Mehrzahl der Drüsenmündungen liegt in einer schmalen Querzone dicht hinter dem Prototroch. Dagegen sind der hintere Bereich der Rumpffläche, ebenso der Vorderabschnitt und die ganze Dorsalseite arm an Drüsenmündungen. Entsprechend dieser Konzentration der Drüsenmündungen tritt das Sekret vor allem in der Querzone hinter dem Prototroch aus und bildet von dort aus die Haftfläche, mit der die Larve am Rüssel festsitzt. Der hintere Rumpfbereich und der vordere Abschnitt haften nicht (Fig. 18, 19, 20, 22, 23, 24). Die Verbindung zwischen Larve und Rüssel ist sehr fest. Das Sekret der zahlreichen Schleimdrüsen des weiblichen Rüssels bewirkt kein Festheften der Larve.

Mit der Ausbreitung der Haftfläche in der vordern Körperhälfte stimmt überein, dass auch die Vermännlichung durch den aus dem Rüssel aufgenommenen Stoff zuerst den Vorderkörper trifft (Glaus 1933, S. 108). In welcher Weise dabei das zähe Klebsekret als Brücke für die Übertragung des vermännlichenden Stoffes dienen kann, ist noch nicht klar.

E. Die Spermatogenese (S. 46, Fig. 3, 4, 25, 28; Tab. 1, S. 51). Bei der Bildung der männlichen Geschlechtszellen sind die folgenden Stadien zu unterscheiden: 1) Kleine Nester oder Klumpen von Urgeschlechtszellen. 2) Spermatogenese-Kugeln. Sie gehen aus den Urgeschlechtszellklumpen durch Zellvermehrung hervor. Mit ihrem Auftreten setzt die eigentliche männliche Differenzierung ein. Die Zellen und ihre rundlichen Kerne sind (im optischen Schnitt) in regelmässigen Kreisen angeordnet. 3) Spermatidenkugeln. Die Zellen sind auch hier noch in Kreisen angeordnet; ihre Kerne jedoch sind länglich. 4) Die ziemlich spät einsetzende Spermienentwicklung konnte nicht beobachtet werden.

Indifferente Larven mittleren Alters haben nicht selten Urgeschlechtszellklumpen, selten Spermatogenesekugeln. Indifferente Larven höheren Alters haben häufig auch dieses zweite Stadium.

Larven bis zu 20 Stunden Rüsselalter haben ähnlich wie die indifferenten Larven mittleren Alters nur Urgeschlechtszellen und nur selten Spermatogenesekugeln.

In Larven von etwa 40 und mehr Rüsselstunden treten neben Urgeschlechtszellen zahlreiche Spermatogenesekugeln auf. Spermatidenballen treten erst in alten Rüssellarven auf (in Tieren von etwa 8 und mehr Tagen Rüsselzeit).

F. Urmundbläschen und Samenschlauchentwicklung (Seite 50 ff. ; Tabelle 2, S. 54). Die indifferente Larve besitzt eine aus dem Urmund der Gastrulationsstadien abzuleitende Vorderdarmanlage, das « Urmundbläschen ». Es liegt im hinteren Bereich des Schlundrings (Fig. 1-4). Seine Zellen haben radiäre Anordnung und umschliessen ein kleines Lumen. In den embryonalen Weibchen entwickelt sich dieses Bläschen zum vordersten Darmabschnitt weiter.

Das Urmundbläschen ist auch in den jungen Rüssellarven vorhanden (Fig. 8, 16, 19). In etwas älteren Rüssellarven ist jedoch an seiner Stelle nur noch eine unregelmässige Zellgruppe nachweisbar (Fig. 21). Bei Larven von 23-55 Rüsselstunden fehlt auch diese (Fig. 28). In noch älteren Larven mit 55 oder mehr Rüsselstunden findet sich an nahezu gleicher Stelle im Schlundring wiederum ein Bläschen vor (Fig. 23, 29, 30), das neben einer zweiten, von weiter vorn her einwuchernden Anlage am Aufbau des Samenschlauches teilnimmt. Die vordere Einwucherung, die bei Baltzer 1925 beschrieben ist, konnte ich bestätigen. Nach meinen Beobachtungen geht also das Urmundbläschen der indifferenten Larve nicht kontinuierlich in das Bläschen über, das am Aufbau des Samenschlauchs beteiligt ist. Es ist, entgegen Baltzer (1925), nur eine topographische, nicht aber eine sichere materielle Identität vorhanden. Damit wird die von Baltzer l. c. aufgestellte Homologie zwischen männlichem Samenschlauch und weiblichem Vorderdarm eines wichtigen Argumentes beraubt. Allerdings sprechen immer noch eine Reihe von Beobachtungen zu Gunsten der Baltzerschen Annahme.

Literaturverzeichnis

1912. Baltzer, F. — Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia. *Verh. D. Z. Ges. Vers. 22.*

1914. ———— — Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. *Mitt. Z. Stat. Neapel, Bd. 22.*

1925. ———— — Untersuchungen über die Entwicklung und Geschlechtsbestimmung der Bonellia. *Pubbl. Staz. Z. Napoli, Vol. 6.*

1926. ———— — Über die Vermännlichung indifferenter Bonellialarven durch Bonellia Extrakte. *Revue Suisse Z. Vol. 33.*

1928. ———— — Über metagame Geschlechtsbestimmung und ihre Beziehung zu einigen Problemen der Entwicklungsmechanik und Vererbung (auf Grund von Versuchen an Bonellia). *Verh. D. Z. Ges. Bd. 32.*

1931. ———— — Echiurida. *In*: *Kükenthal Handb. Zool. 2. Bd., Teil 9.*

1932. ———— — Über die ohne Rüsselparasitismus entstehenden Spätmännchen (genetische Männchen) der Bonellia viridis. *Revue Suisse Z. Vol. 39.*

1933. ———— — Demonstration von männlichen Bonellialarven. *Ibidem. Vol. 40.*

1933. Glaus, H. — Erzeugung, Organisation und Entwicklungsmechanik der Rüsselzucht-Intersexe von Bonellia viridis. *Pubbl. Staz. Z. Napoli, Vol. 13.*

1932. Hadorn, E. — Über Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben (Triton palmatus ♀ × Triton cristatus ♂). *Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 125.*

1928. Herbst, C. — Untersuchungen zur Bestimmung des Geschlechts. I. Mitteilung. Ein neuer Weg zur Lösung des Geschlechtsbestimmungsproblems bei Bonellia viridis. *Sitzungsb. Heidelberg. Akad. Wiss. Math. - nat. Kl. Jahrg. 1928, 2. Abh.*

1929. ——— — Idem. II. Mitteilung. Weitere Experimente über die Vermännlichung indifferenter Bonellia - Larven durch künstliche Mittel. *Ibidem. Jahrg. 1929, 16 Abh.*

1858. Lacaze - Duthiers, H. — Recherches sur la Bonellie (Bonellia viridis). *Ann. Sc. N. (4) Vol. 10.*

1928. Lehmann, F. E. — Alkoholbeständige Fixation vitaler Färbungen von Nilblausulfat. *Verh. D. Z. Ges. Vers. 32.*

1934. ——— und de Roche, V. — Über die Verwendbarkeit des Dioxans an Stelle von Alkohol bei der histologischen Verarbeitung nilblaugefärbter Embryonalgewebe. *Revue Suisse Z., Vol. 41.*

1930. Michel, F. — Über die Larve und die Entwicklung und das Männchen der Bonellia fuliginosa Rol. *Pubbl. Staz. Z. Napoli, Vol. 11.*

1932. Romeis, B. — Taschenbuch der mikroskopischen Technik. *13. Auflage.*

1879. Spengel, J. W. — Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia. *Mith. Z. Stat. Neapel, Bd. 1.*

LEBENSLAUF

Am 5. Juli 1904 wurde ich in Basel geboren. Während der Zeit, da ich die öffentliche Primarschule besuchte, siedelten meine Eltern, Alfred und Ida Loosli-Müller, nach Bern über. Hier besuchte ich nach der Primarschule das städtische Bernische Progymnasium und anschliessend das Realgymnasium. Im Herbst 1924 bestand ich die Maturitätsprüfuug und bezog hierauf die Universität Bern. Hier blieb ich bis heute immatrikuliert mit Ausnahme des Wintersemesters 1930/31, das ich an der Universität München verbrachte. Die Dissertation «Über die Entwicklung und den Bau der indifferenten und männlichen Larven von Bonellia viridis» begann ich auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Prof. F. Baltzer im Sommer 1928 mit einem vierteljährlichen Aufenthalt an der zoologischen Station Neapel. — Die Studien wurden von Zeit zu Zeit durch Schuldienst unterbrochen. Seit April 1932 bin ich als Lehrer an der Sekundarschule Schwarzenburg bei Bern angestellt.

Schwarzenburg, den 9. November 1934.

FRANCESCO GIANNINI E FIGLI

NAPOLI ... ... 1934 - XIII